

Sonderdruck aus „Zeitschrift für Tierpsychologie“

Band 20, Heft 6 (1963), S. 705–754

Alle Rechte, auch die des auszugsweisen Nachdruckes, der photomechanischen Wiedergabe und der Übersetzung, vorbehalten

Verlag Paul Parey, Berlin u. Hamburg

Aus dem Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen/Obb.

Angeborenes und Erworbenes im Verhalten einiger Säuger^{1) 2)}

VON IRENÄUS EIBL-EIBESFELDT

Mit 22 Abbildungen

Eingegangen am 3. August 1962



Inhalt: I. Einleitung und Aufgabenstellung S. 705. — II. Die Versuchstiere: 1. Wanderratte S. 708. 2. Eichhörnchen S. 709. 3. Hamster S. 709. 4. Aguti S. 709. 5. Iltis S. 709. 6. Wiesel S. 709. — III. Zur Technik der isolierten Aufzucht S. 709. — IV. Das Verhalten der Neugeborenen S. 710: 1. Nesthocker: a) Ratte S. 711, b) Eichhörnchen S. 712, c) Iltis S. 712. — 2. Nestflüchter: Aguti S. 712. — V. Versuche zur Klärung der Herkunft von Angepaßtheiten im Verhalten der Säuger: 1. Das Futterhorten: a) Das Futterverstecken des Eichhörnchens S. 712, b) Das Futterverstecken des Aguti S. 715, c) Das Futterhorten der Wanderratte S. 715, d) Das Futter sammeln des Hamsters S. 716, e) Vergleichende Bemerkungen zum Futterhorten S. 716. — 2. Wie sich die Technik des Nüsseöffnens beim Eichhörnchen entwickelt: a) Das Nüsseöffnen S. 714, b) Das Nüsseerkennen S. 720. — 3. Das Kampfverhalten: a) Begriffliches S. 720, b) Das innerartliche Kampfverhalten und die Aggression S. 721, c) Das innerartliche Kampfverhalten der Wanderratte S. 724, d) Vergleich zu anderen Säugern und Schlußfolgerungen S. 726. — 4. Das Beutefangverhalten von Iltis und Wiesel: a) Allgemeine Vorbemerkungen S. 727, b) Das Beutefangen des Iltisses S. 728, c) Das Beutefangen des Mauswiesels S. 730. — 5. Das Paarungsverhalten: a) Versuche an Nagern S. 731, b) Versuche am Iltis S. 731. — 6. Das Duftmarkieren S. 733. — 7. Das Nestbauverhalten a) erfahrener S. 733, b) unerfahrener Wanderratten S. 735, c) Das „Bündeln“ des Eichhörnchens S. 739. — 8. Das Jungebergen und Jungeverlagern der Wanderratte S. 740. — VI. Das Spiel S. 741. — VII. Erörterung S. 743. — Zusammenfassung S. 747. — Summary S. 748. — Literaturverzeichnis S. 750.

I. Einleitung und Aufgabenstellung

Milieutheoretisch orientierte Verhaltensforscher wie HEBB (1953) haben wiederholt die Unterscheidung von Angeborenem und Erworbenem im tierischen Verhalten eine künstliche, analytisch wertlose Dichotomie genannt. Andere halten diese Unterscheidung zwar für theoretisch möglich, aber für praktisch undurchführbar, da Erfahrung in jeden Entwicklungsprozeß eingehe. Man könne kein Tier erfahrungslos aufziehen, selbst im Ei oder Uterus könnte es lernen (LEHRMAN 1953, 1956; SCHNEIRLA 1956, 1960; BIRCH 1961). Demnach wäre der Begriff „angeboren“ heuristisch wertlos. Erfahrung wurde dabei ursprünglich mit Lernen gleichgesetzt, neuerdings aber auch im weitesten Sinne als jede Art von Reizeinwirkung auf den Organismus aufgefaßt (LEHRMAN 1961, 1962; SCHNEIRLA 1960). So formuliert gibt es in der Tat kein erfahrungsunabhängiges Heranreifen von Verhaltensweisen, aber das hat auch kein Ethologe behauptet³⁾.

¹⁾ Meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. KONRAD LORENZ, in dankbarer Verehrung zu seinem 60. Geburtstag.

²⁾ Habilitationsschrift zur Erlangung der *venia legendi*, angenommen von der Hohen Naturwissenschaftlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität zu München.

³⁾ SCHNEIRLA und ROSENBLATT (1961) führen z. B. aus: „Mammalian behavioral development is best conceived as a unitary system of processes changing progressively under the influence of an intimate interrelationship of factors of maturation and of experience — with *maturation* defined as the developmental contributions of tissue growth and differentiation and their secondary processes, *experience* as the effects of stimulation and its organic traces on behavior. There is no implication here that these two factorial complexes are sharply distinguishable in their contributions to behavioral development; our position, rather, is that such a distinction, although a theoretical convenience, constitutes a gratuitous assumption not well supported by evidence“ (S. 230).

Einige letzthin erschienene Arbeiten halten alle, auch die kleinsten Elementarmechanismen tierischen Verhaltens für diffus modifizierbar, so JENSEN (1961), für den nur „operationelle“ Begriffsbildung einen Wert hat; und da er keine Operation kennt, durch die sich angeborenes Verhalten nachweisen ließe, hätte es keinen Sinn, den Begriff zu verwenden. Was alle Kritiker ethologischer Fragestellung jedoch übersahen, ist die von LORENZ (1961) wiederholt betonte Tatsache, daß die meisten der von uns beobachteten Verhaltensweisen bestimmten Gegebenheiten der Umwelt angepaßt sind. Diese Angepaßtheit darf nicht als selbstverständlich hingenommen werden, sondern bedarf einer Erklärung, es sei denn, man glaubt mit den klassischen Vitalisten an eine prästabilisierte Harmonie zwischen Organismus und Umwelt. Damit sich ein Organismus an eine bestimmte Umweltsituation anpassen kann, muß ihm zu irgendeinem Zeitpunkte Information über jene Umweltdaten eingespeist werden. Das kann nur auf zwei Wegen geschehen: entweder im Laufe der Jugendentwicklung durch aktive Auseinandersetzung des Individuums mit der Umwelt oder im Laufe der Stammesgeschichte. Auch letzteres kommt funktionell einem Versuch- und Irrtum-Lernen gleich, doch wird die gemachte Erfahrung im Genom der Art aufbewahrt.

Die entscheidende Frage lautet also: Wie kam das auffällige *Passen* einer Verhaltensweise zustande? Bedarf es individuellen Lernens, um die Angepaßtheit zu erreichen, oder ist sie das Resultat stammesgeschichtlicher Entwicklung? Auf diese Frage kann man eine klare Antwort erhalten, indem man einem Tiere Informationen über jene Umweltdaten vorenthält, an die sein Verhalten angepaßt ist. Zeigt es dennoch in der Prüfsituation angepaßtes Verhalten, dann ist die Angepaßtheit stammesgeschichtlich durch Mutation und Auslese entstanden. Solches Verhalten können wir als *erbangepaßt* den *erbangepaßten* adaptiven Modifikationen des Verhaltens gegenüberstellen.

Die phylogenetische Anpassung kann im motorischen Bereich erfolgt sein, dann haben wir eine Erbkoordination (LORENZ 1937, 1952) vor uns. Sie kann aber auch im rezeptorischen Bereich liegen: Viele Untersucher haben ja gezeigt, daß es außer einem angeborenen Können auch ein angeborenes Erkennen gibt; auch das erfahrungslose Tier reagiert in artspezifischer Weise auf bestimmte „Schlüsselreize“ mit einem bestimmten Verhalten (LORENZ 1943). Wir werden ferner sehen, daß eine stammesgeschichtliche Anpassung auch in Form angeborener Lerndispositionen vorliegen kann (S. 745).

Der Begriff „erbkoordiniert“ bezieht sich immer nur auf ein bestimmtes Integrationsniveau und schließt nicht aus, daß zur Entwicklungsphysiologie nicht auch Lernen auf irgendeinem niederen Integrationsniveau gehören kann, solange dieses nicht die spezifische Umweltsituation abtastet, an die das Verhalten angepaßt ist. Es könnte ja sein, daß ein Embryo etwa die Koordination antagonistischer Muskeln lernt und darauf aufbauend noch im Ei oder Uterus ein Verhalten entwickelt, das später zu einer ganz anderen Umweltsituation paßt. Auch in solchen Fällen ist die Angepaßtheit das Ergebnis stammesgeschichtlicher Auseinandersetzung. Das würde z. B. für das Picken des Huhns gelten, sollte es wirklich in der Weise im Ei erworben werden, wie es KUO (1930) glaubhaft machen will.

Es gibt aber, wie wir noch sehen werden, eine Reihe von Fällen, in denen ein Verhalten nachweislich zu seiner ganzen Entwicklung keines Lernens bedarf. Nicht nur die Angepaßtheit, sondern auch das räumlich-zeitliche Zusammenspiel der Muskelgruppen ist in solchen Fällen angeboren. Wie morphologische Strukturen sind auch solche formkonstanten Bewegungen Kennzeichen einer systematischen Gruppe. CARMICHAEL (1926, 1927, 1928) wies das lernunab-

hängige Heranreifen von Erbkoordinationen nach, indem er Amphibienlarven unter Narkose aufzog, bis die Kontrolltiere gut schwammen. Als er dann das Betäubungsmittel entfernte, schwammen auch die Versuchstiere wohlkoordiniert, obgleich sie das nicht geübt haben konnten. FROMMES (1941) unter Narkose aufgezogene Froschlarven (*Rana pipiens*) schwammen etwas schlechter als die Kontrolltiere, konnten es aber ebenfalls.

Auf die physiologischen Besonderheiten der Erbkoordination hat LORENZ (1937, 1952) wiederholt hingewiesen, insbesondere auf ihre Spontanität. Oft sind sie ohne Mithilfe von Afferenzen rein zentral koordiniert, wie v. HOLST (1935) am desafferentierten Aal nachwies. Auch die desafferentierte Kröte schwimmt noch wohlkoordiniert, solange ihr nur die Labyrinth erhalten bleiben (GRAY 1950). Von dort her wird die Bewegung aber sicherlich nicht koordiniert, das muß vielmehr zentral geschehen. Dagegen spielen z. B. beim Gurren der Tauben Afferenzen bei der Koordination mit. Die Erbkoordinationen werden auch beim unerfahrenen Tier durch spezifische Reize oder Reizkombinationen ausgelöst. Über all dies informiert uns die Aufzucht unter Erfahrungsentzug (sog. Kaspar-Hauser-Versuch) unter genauer Beachtung einer Reihe von Regeln (LORENZ 1961). Vor allem muß man dem Versuchstier alle auslösenden Reize bieten, die das Verhalten normalerweise in Gang bringen; und das erfordert eine genaue Kenntnis der Biologie der betreffenden Art.

Wer die Entwicklungsphysiologie des Verhaltens untersucht, muß ferner wissen, daß es nicht nur verschiedene Integrationsstufen des Verhaltens, sondern auch solche der Passung gibt. Viele Einflüsse in der Ontogenese wirken sich auf eine spätere Verhaltensweise aus. Ratten, die in den ersten zehn Tagen ihres Lebens mechanischen, elektrischen und Kältereizen ausgesetzt waren, lernten später leichter und waren gegen Hunger und Durst widerstandsfähiger als unbehandelte Kontrolltiere (LEVINE und Coop. 1950, SCHAEFER 1957), was auf eine Anpassung des endokrinen Systems zurückzuführen ist. RIESENS (1960) im Dauerdunkel aufgewachsene Schimpansen zeigten eine deutliche Netzhautatrophie, die natürlich alle visuellen Reaktionen nachteilig beeinflusste. In diesem Sinne sieht auch LORENZ (1961) im Ausbleiben einer Verhaltensweise beim isoliert aufgezogenen Tier noch keinen Beweis dafür, daß sie erlernt werden müsse. Als er z. B. rotrückige Würger aufzog, mußten sie das arttypische Aufspießen der Beute erst lernen. KRAMERS (zit. nach LORENZ 1961) mit besserem Futter aufgezogene Rotrückenwürger beherrschten die Aufspießhandlung. Geringfügige Gesundheitsstörungen hatten das Auftreten des vollen Normalverhaltens verhindert. Um also den spezifischen Informationsträger einer Passung zu entdecken (vgl. WICKLER im Druck), müssen wir den Versuch so aufbauen, daß wir nur die in Frage stehende Passung erfassen und zu stören suchen. Man enthält also dem Kaspar Hauser nur eine bestimmte Umwelteigenschaft vor, z. B. einem Vogel das Hören bestimmter Anteile seines Artgesanges. Wenn sie danach dem Erwachsenen fehlen, dann wird er sie lernen müssen (SAUER 1954, MESSMER 1956, THORPE 1958, THIELCKE 1960).

Viel zu weit und allgemein sind Fragestellungen wie die, ob „das Beutefangen“ oder „das Nestbauen“ angeboren oder erlernt sei. Sehr wahrscheinlich kommt bei so verwickelten Verhaltensweisen beides zusammen, so daß man fragen muß, ob, und wenn ja, welche Bewegungsfolgen erbgeordnet sind und was gelernt werden muß — seien es ebenfalls Abläufe (Motorlernen) oder bedingte Reize in den AAM (Rezeptorlernen, STORCH 1949). Z. B. schnappt die Erdkröte anfangs nach allem, was klein genug ist und sich bewegt; später lernt sie Genießbares von Ungenießbarem zu unterscheiden.

So ergibt sich folgende Fragestellung:

1. Gibt es angepaßtes Verhalten, das sich auch dann in jedem Individuum einer Art, eines Geschlechtes, einer Kaste usw. entwickelt, wenn es keinerlei Lernmöglichkeit durch Nachahmung eines Vorbildes oder individuelle Auseinandersetzung mit der Umweltsituation gibt, an die das Verhalten angepaßt ist?
2. Wenn ja, wie groß sind diese erbangepaßten Einheiten und wie entwickeln sie sich?
3. Welche Schlüsselreize lösen sie aus und was wird an Selektivität erworben?
4. Welche Rolle spielt die Erfahrung beim Zusammenschluß allfälliger Erbkoordinationen zu einem funktionellen Ganzen?
5. Welches sind die beim Lernen an- bzw. adressierenden Faktoren?
6. Gibt es artspezifische Lernbegabungen?
7. Schließen sich phylogenetische Angepaßtheit und Lernen gegenseitig aus, oder können sie einander phaenokopisch ersetzen, wie im Neuntöterbeispiel (S. 707)?

Unter diesen Gesichtspunkten haben wir das Verhalten verschiedener Säuger untersucht, so auch an domestizierten Wanderratten, einem ausgesprochenen Lerntier, bei dem amerikanische Autoren ihre Befunde m. E. fehlerhaft gedeutet hatten. Um die jenen Autoren entgangenen formstarrten Elemente aufzufinden, verglichen wir klar bestimmbare funktionelle Einheiten des Verhaltens, wie Nestbauen, Jungeneintragen, Nüsseöffnen u. a., nachdem wir das Artverhalten im Freien und in Gefangenschaft hinreichend beobachtet und auch gefilmt hatten. Zur Terminologie der Verhaltensweisen s. a. EIBL-EIBESFELDT. Z. f. Tierpsychol. **8** (1951), 400—423.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sei in diesem Zusammenhang für die Unterstützung der Arbeit gedankt. Meinem verehrten Lehrer Prof. Dr. K. LORENZ danke ich für viele anregende Diskussionen.

II. Die Versuchstiere

1) Die Wanderratte (*Rattus norvegicus* Berk.)

Die Wanderratte ist ein verhältnismäßig unspezialisierter Bodenbewohner, der im Gefolge des Menschen die verschiedenartigsten Lebensräume besiedelte und so weltweite Verbreitung erlangte. Sie klettert, schwimmt, springt und läuft gut und ist erstaunlich anpassungsfähig. So lebt sie in Getreidespeichern, Kühlhäusern, auf Schiffen, in der Uferböschung der Flüsse, in den Abwasserkanälen der Großstädte usw., da in Erdbauten, dort im Gefrierfleisch nistend. Auf der Hallig Norderoog lernten sie das Vogelfangen und mußten dabei ihre angeborene Scheu vor auffliegenden Vögeln überwinden (STEINIGER 1949). Sie fangen auch Frösche und Mäuse, können aber ebenso von Zerealien leben.

Wanderratten sind ausgesprochene Neugierwesen, die von sich aus jede neue Situation aufsuchen und erkunden. Sie leben gesellig in Sippenverbänden, die ein gemeinsames Revier gegen Rudelfremde verteidigen. Sie benützen gemeinsame Erdbauten, in denen sich nur die säugenden Weibchen in eigenen, mit wärme-isolierendem Material ausgepolsterten Kammern absondern. Nach 21tägiger Tragzeit werfen sie 8—10 Junge vom Nesthockertyp, die mit 15—16 Tagen ihre Augen öffnen und mit 2 Monaten geschlechtsreif werden. Zur Biologie und Sinnesphysiologie dieser schlecht sehenden, Ultraschall hörenden Makrosmaten, vgl. STEINIGER (1950), MUNN (1950) und BARNETT (1963).

Die domestizierte Form der Wanderratte ist ein bewährtes Laboratoriumstier (vgl. MUNN), das im allgemeinen wenig scheu, wenig aggressiv ist und sich leicht halten und züchten läßt. Wir verwendeten für unsere Versuche sowohl Wildratten, wie deren domestizierte albinotische Form.

2) Das Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris* L.)

Das Eichhörnchen ist ein tagaktiver, baumbewohnender Einzelgänger. Nur zur Fortpflanzung kommen ♂♂ und ♀♀ für kurze Zeit zusammen. Als sehstarkes Augentier ist es normalsichtig bis $+1\frac{1}{2}$ Dioptrien, kann gut akkomodieren, und seine Retina hat ein ausgezeichnetes Auflösungsvermögen (KAHMANN 1931). Es nistet auf Bäumen in gedeckten Reisernestern und lebt von Früchten, Nüssen, jungen Trieben, Insekten und dergleichen. Die nach einer Tragzeit von 38 Tagen geborenen Jungen sind typische Nesthocker, die nach 31 Tagen die Augen öffnen und erst mit 42 Tagen das Nest verlassen (EIBL-EIBESFELDT 1951). Meine Eichhörnchen stammen von jung aus dem Nest genommenen Tieren ab, die sich in geräumigen Gehegen über mehrere Generationen fortpflanzten.

3) Der Hamster (*Cricetus cricetus* L.)

Hamster sind Bodenbewohner, die einzeln in Erdbauten hausen, Vegetabilien und gelegentlich auch Kleintiere fressen und ihr Revier durch Duftmarken bezeichnen. Revierfremde Artgenossen greifen sie an. Nur zur Paarung kommen die Geschlechtspartner zusammen. Danach betreut das ♀ allein die als Nesthocker geborenen Jungen, die mit 14 Tagen sehen und mit 3 Wochen bereits ihre ersten Excursionen machen. Die Tiere halten einen Winterschlaf, der von kurzen Wachperioden unterbrochen wird, in denen sie von den eingetragenen Vorräten zehren (EIBL-EIBESFELDT 1953 a). Unsere Versuchstiere stammten vom Neusiedler See und pflanzten sich in Gefangenschaft fort. Zum Vergleich dienten Goldhamster (*Mesocricetus auratus* WATERHOUSE) (vgl. auch DIETERLEN 1959).

4) Das Aguti (*Dasyprocta aguti* L.)

Soweit bekannt, leben die tagaktiven Bodentiere in buschreichen Wäldern Südamerikas. Sie graben Erdhöhlen, die sie mit Nestmaterial ausstatten, und fressen Vegetabilien, gelegentlich auch Fleisch. In Gefangenschaft sind sie gesellig. Die Jungen kommen nach einer Tragzeit von $3\frac{1}{2}$ Monaten behaart und sehend zur Welt und können unmittelbar nach der Geburt laufen (ROTH-KOLAR 1957). Unsere Versuchstiere stammten vom Frankfurter Zoologischen Garten, dem ich an dieser Stelle für die Überlassung danke. Sie züchteten in einem Gemeinschaftskäfig regelmäßig das Jahr über.

5) Der Iltis (*Putorius putorius* L.)

Dieser kleine Vertreter aus der Familie der Marder ist ein Bodenbewohner, der einzeln in selbstgegrabenen Erdbauten lebt, selten klettert und seine Nahrung am Boden, mehr stöbernd als jagend, sucht. Er überrascht Mäuse, Frösche, brütende Vögel und dergleichen mehr. In den dunklen Stunden ist er unterwegs, kurze Aktivitätsperioden beobachtet man aber auch untertags. Die nach einer Tragzeit von 40–42 Tagen geborenen Jungen sind nackt und blind. Sie öffnen ihre Augen mit etwa 4 Wochen (HERTER 1953, GOETHE 1940, EIBL-EIBESFELDT 1956 a). Das naturfarbene oder albinotische Frettchen ist die domestizierte Form des östlichen Steppeniltis (*Putorius eversmanni* Less). Wir arbeiteten mit handaufgezogenen Wildtissen, die sich in Gefangenschaft fortpflanzten, und mit naturfarbenen Frettchen.

6) Die Wiesel (*Mustela ermineus* L. und *Mustela nivalis* L.)

Beide Wiesel sind sehr flinke, offenbar gut sehende, einzelgängerische Räuber, die vor allem kleinen Nagetieren nachstellen. Wir haben von beiden Arten nur wenige Tiere aufgezogen. Die Zucht gelang nicht, doch haben BRODMANN (1952), GOETHE (1950) und SCHMIDT (1954) darüber berichtet.

III. Zur Technik der isolierten Aufzucht⁴⁾

Für unsere Versuche war es wichtig, Jungtiere frühzeitig von Eltern und Geschwistern zu trennen. Während die Aufzucht der Nestflüchter im allgemeinen leicht ist, bereitet sie bei Nesthockern oft Schwierigkeiten. Ganz kleine vertragen die artfremde Milch meist schlecht; auch kühlen sie sehr leicht aus.

Wir isolierten die Ratten daher im Allgemeinen erst kurz vor oder unmittelbar nach dem Augenöffnen, meist zwischen dem 17. und 19. Tag. Jedes Tier kam in einen Drahtkäfig ohne jede Einstreu und wurde von oben mit einer 30-Watt-Kohlenfadenlampe gewärmt.

⁴⁾ Frau ANNA GUGGENBERGER danke ich für ihre unermüdliche Geduld bei der Aufzucht dieser Tiere.

Alle zwei Std. mit einer sechsständigen Pause in der Nacht bekamen die Jungen aus einer Pipette unverdünnte, ungezuckerte, gewärmte Kondensmilch (Fettgehalt 7,5 %), die mit dem Vitaminpräparat Prophylaktin-Ultra der Firma Altrogge (Lage) angereichert war. Nach 8—10 Tagen verlängerten wir die Pausen zwischen den Fütterungen auf vier Std., und nach weiteren 4—5 Tagen wurden die Ratten abgestellt.

Vor jeder Fütterung wurde durch zartes Streichen der Bauch- und Analregion der Jungen mit einem weichen Tuch Harnen und Koten ausgelöst, ebenso bei allen im Folgenden erwähnten Säugern. Ohne diese Vorsorge neigen Tiere zur Verstopfung. Das Fell büsteten wir, wuschen es notfalls mit einem warmen feuchten Lappen und trockneten es.

Die Eichhörnchen trennten wir zwischen dem 29. und 31. Tag von der Mutter. Auch sie bekamen alle zwei Std. unverdünnte, ungezuckerte Kondensmilch, zusätzlich einen dünnflüssigen Brei aus geriebenen Haselnüssen, Äpfeln, Karotten, Bananen, vermischt mit Lebertran, Vigantol und Prophylaktin-Ultra. Etwa zehn Tage lang wurden sie mit einer Wärmelampe bestrahlt. Nach 10—14 Tagen nahmen die Jungen Milch und Futterbrei von selbst.

Die Iltisse isolierten wir um den 31. Tag. Wir fütterten anfangs alle zwei Std. eine Mischung aus $\frac{1}{3}$ Boviserin und $\frac{2}{3}$ Kuhmilch mit etwas Vigantol und Prophylaktin-Ultra. Zusätzlich fraßen sie täglich frische Milz. Nach 8—10 Tagen tranken sie bereits selbständig aus Schälchen.

Alle Agutis haben wir unmittelbar nach der Geburt einzeln gesetzt. 2—4 Tage lang erhielten sie alle 2—3 Std. unverdünnte warme Kuhmilch aus einer Pipette. Sie fraßen bereits vom ersten Tage an Grünfutter, Obst, Rüben und Brot. Die ersten zehn Tage saßen sie unter einer Wärmelampe.

IV. Das Verhalten der Neugeborenen

Schon das Neugeborene zeigt voll leistungsfähige Verhaltensweisen, die ihre Angepaßtheit nicht individuellem Lernen verdanken; andere scheinen noch nutzlos, weil das ausführende Organ noch nicht fertig entwickelt ist oder weil noch eine Orientierungskomponente fehlt. Dort, wo die Bewegung vor dem ausführenden Organ heranreift, wird uns besonders deutlich, daß sie nicht durch Versuch und Irrtum gelernt sein kann. Junge Graugössel packen ebenso wie erwachsene Graugänse ihren Gegner mit dem Schnabel und schlagen mit dem winzigen Flügelstummel auf relativ denselben Abstand, auf den der ausgewachsene Flügelbug äußerst schmerzhaft trifft, in die Luft. Viele Jungsäuger kratzen sich anfangs mit dem Hinterbein, ohne die Haut zu berühren, so Ratten und Mäuse (EIBL-EIBESFELDT 1950 a), Füchse (TEMBROCK 1955) und Mähnspringer (HAAS 1959).

Einige der kindlichen Verhaltensweisen sind frühontogenetische Anpassungen (Kainogenesen), wie etwa der Suchautomatismus und das Sperren. Sie werden im Laufe der Entwicklung allmählich abgebaut oder umgewandelt. So können z. B. junge Amseln, die längst schon gezielt picken, immer noch sperren. Allein gelassen suchen sie sich selbst Futter; ist die Mutter da, dann sperrt das Jungtier (HOLZAPFEL 1939, 1949). Die infantilen Verhaltensweisen gehen mitunter ganz verloren, z. B. das Nagen bzw. Filtern der Kaulquappen. Anderes wird nur unterdrückt und tritt unter besonderen Umständen auch beim Erwachsenen wieder in Erscheinung; so der Suchautomatismus beim erwachsenen Menschen im Insulinschock und bei degenerativen Prozessen des Zentralnervensystems (PILLERI 1960, 1961; WIESER 1955).

Schließlich können infantile Verhaltensweisen beim Erwachsenen neue Funktionen übernehmen. Hamster-♂♂ treiben ihre ♀♀ unter kindlichen Rufen des Verlassenseins, und Bartmeisen-♂♂ werben unter kindlichen Bettelbewegungen mit den Flügeln (KOENIG 1951, EIBL-EIBESFELDT 1956). Von Huftieren beschreibt BURCKHARDT (1958) Vergleichbares.

Sich entwickelnde Bewegungsabläufe muten anfangs oft ungeschickt an. Ein neugeborenes Aguti z. B. läuft schon im wohlkoordinierten Kreuzgang, torkelt aber ein wenig. Jungvögel hüpfen vor Verlassen des Nestes oft flügel-schlagend hoch. Wenig später fliegen sie geschickt umher. Ob Lernen oder Reifungsvorgänge für diese zunehmende Geschicklichkeit verantwortlich sind,

entscheidet allein der Versuch. GROHMANN (1939) zog Tauben so auf, daß sie nie mit den Flügeln schlagen konnten. Als die Kontrollgeschwister gut flogen, ließ GROHMANN auch die Versuchstiere frei. Sie flogen ebenso geschickt.

Die neugeborenen Säuger können in ihrem Aussehen und Verhalten entweder bereits dem Alttier ähneln („Nestflüchter“) oder auch sehr in der Entwicklung zurück sein („Nesthocker“). Zwischen beiden Typen gibt es Übergänge.

1. Nesthocker (Abb. 1a)

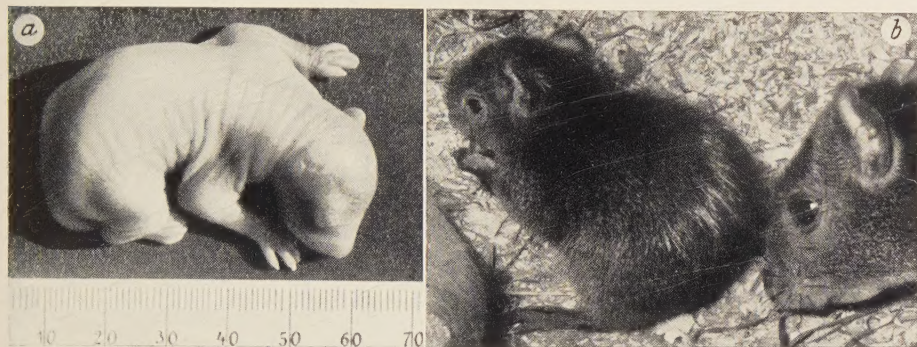


Abb. 1: a) Nesthocker (4 Tage altes Eichhörnchen), b) Nestflüchter (6 Tage altes Aguti fressend, rechts daneben Kopf der Mutter)

a) Wanderratte und Hamster

Die Neugeborenen beider Arten ähneln einander sehr. Beide haben Suchautomatismus, Milchtritt, Saugen, Lokomotions- und Lagekorrekturbewegungen, Lautäußerungen; sie gähnen und strecken sich. Ihr Harnen und Koten löst die Mutter anfangs durch Belecken der Analgegend aus. Neugeborene Hamster kauen, lecken und nagen spontan. Im Suchautomatismus pendelt der Kopf rhythmisch hin und her; sowie die Schnauze die Zitze berührt, ist die Suchbewegung blockiert, das Junge schnappt die Zitze und saugt (PRECHTL u. SCHLEIDT 1950). Mit dem Augenöffnen verschwindet der Suchautomatismus; wenn aber PRECHTL (1952) jungen, gerade sehenden Katzen die Augen verklebte, dann erschien er wieder. Viele Nesthocker zeigen diese Suchbewegungen, so Ratte, Katze und Mensch, und manche Nestflüchter, so das Meerschweinchen, schon als Föten.

Milchtritt ist abwechselndes Treten der Vorderbeine gegen das mütterliche Gesäuge zur Anregung des Milchflusses. Beim Pumpsaugen schließen die Lippen eng um die Zitze; Stempelbewegungen der Zunge, Heben und Senken des Mundbodens erzeugen Unterdruck in der Mundhöhle. Beim Lecksaugen melken Hamster und Ratte die Zitze mit der sie umfassenden Zunge.

Neugeborene Hamster und Ratten kriechen, ohne den Körper von der Unterlage zu heben. Die Vorderbeine ziehen und schieben abwechselnd oder zugleich; die Hinterbeine machen nur vereinzelte Schritte, meist bleiben sie seitlich weggespreizt. Oft kreist das Neugeborene mit Hilfe der Vorderbeine am Ort, bald rechts, bald links herum. Stößt das Junge an etwas Festes, so versucht es sich mit allen Vieren darunter zu zwängen („Spaltenappetenz“, PRECHTL u. SCHLEIDT 1950). Unter der Mutter kriechen sie in Rückenlage, mit Händen und Beinen schiebend. Ergreift man ein Junges an einer Hautfalte, dann verfällt es in Tragstarre.

Junge Hamster und Ratten machen die rhythmischen Kratzbewegungen mit dem Hinterbein manchmal ohne erkennbaren äußeren Anlaß, immer aber, wenn man sie an der Seite kitzelt, doch können sie die gereizte Stelle noch nicht berühren.

Neugeborene Ratten piepsen, wenn sie sich um das Gesäuge drängen und von der Mutter geputzt werden. Sie kreischen bei Schmerz, und, aus dem Nest genommen, rufen sie für uns nicht hörbar. Dieser im Ultraschallbereich liegende „Ruf des Verlassenseins“ alarmiert die Mutter (vgl. ZIPPELIUS u. SCHLEIDT 1956). Beim Hamster ist dieser für uns gerade noch als rhythmisches Zischen zu hören.

b) Eichhörnchen

Neugeborene Eichhörnchen unterscheiden sich nur in wenigen Punkten von den gerade besprochenen Arten. Sie kriechen weniger umher und können das auch schlecht, weil ihr Hinterkörper lange Zeit stark eingerollt bleibt. Kommen sie an eine Tischkante, so halten sie inne, wohl eine angeborene Sicherung gegen das Abstürzen. Berührt man ein Junges mit dem Finger zwischen den Vorderbeinen, dann klammert es sich mit beiden Armen fest, fünf Tage alte bis zu einer Minute lang. Diese Klammerreaktion und die Absturzscheu fehlt jungen Ratten und Hamstern. Aus dem Nest genommen, pfeifen die jungen Eichhörnchen (EIBL-EIBESFELDT 1951).

c) Iltis

Die Iltisse kommen als blinde Nesthocker zur Welt, sind aber bereits weiß bepelzt und können koordiniert kriechen. Sie verfügen über die gleichen Erbkoordinationen wie junge Hamster (Suchautomatismus, Saugen, Milchtritt usw.) mit nur geringfügigen artspezifischen Abwandlungen. So sind u. a. der Ruf des Verlassenseins, Schmerzlaut und Kontaktlaut (Piepsen bei Ratte und Hamster) deutlich verschieden (vgl. GOETHE 1940, EIBL-EIBESFELDT 1956 a).

2. Nestflüchter (Abb. 1b)

Aguti

Die Jungen stehen gleich nach der Geburt auf allen Vieren, laufen koordiniert, wenn auch bisweilen noch torkelnd, kratzen sich mit dem Hinterbein wie die Erwachsenen, putzen sich mit den Vorderbeinen, schütteln sich, graben mit abwechselnden Beinen und fressen schon Grünfutter. Nur die Verhaltensweisen der Paarung, des Kämpfens und Drohens und der Revierabgrenzung fehlen ihnen noch. Sie laufen sogleich jedem sich entfernenden Objekt nach, bei künstlicher Aufzucht auch dem Pfleger, vor allem nach Gesichts- und Hörreizen. Im Normalfall lernen sie ihre Mutter bald persönlich kennen, da fremde ♀♀ sie mit Pfotenschlägen abwehren. Die Mutter holt ein bedrängtes Junges oft zu sich und bedroht jene, die es betrommeln. Beim Folgen rufen die Jungen dasselbe *prrr*, das die Erwachsenen als Stimmföhllungslaut beibehalten haben. Dagegen geht der feine Piepslaut des Verlassenseins in der dritten Lebenswoche verloren.

V. Versuche zur Klärung der Herkunft von Angepaßtheiten im Verhalten der Säuger

1. Das Futterhorten

Viele Säugetiere sammeln mehr Nahrung, als sie auf einmal verzehren können, und legen Vorräte an. Bei manchen Arten, z. B. den Hamstern, entwickelten sich als Transportbehälter die Backentaschen. MORGAN (1947) und LOWNEY (1958) halten das Futterhorten der Wanderratten für angeboren, dagegen glauben BINDRA (1948 a, 1948 b) und MARX (1950 a, 1950 b, 1951), es sei erlernt. Jener meinte, die Ratte trage Futter ein, um es dort ungestört zu verzehren, und dasselbe täte dann später gewohnheitsmäßig auch das satte Tier. Dieser hält ähnliches auch bei anderen Nagern, z. B. beim Eichhörnchen, für wahrscheinlich.

a) Das Futterverstecken des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L.)

BINDRAS Sicherheitshypothese stößt von vorneherein auf Schwierigkeiten, denn das Eichhörnchen versteckt den größten Teil seiner Vorräte im Boden, den es bei Gefahr sofort verläßt. Um sicher zu essen, geht es z. B. in eine stamlnahe Astgabel, und auf dem Boden frißt es höchstens auf einem erhöhten Punkte, von dem es Ausschau halten kann; bei Gefahr baumt es sofort auf. Zudem verstecken vor allem satte Eichhörnchen Futter.

Manchmal klemmt es Überbleibsel auch in Astgabeln fest; es schiebt den Futterbrocken solange über die Unterlage, bis er sich in einer Gabelung oder Spalte verklemmt, und stößt ihn mit der Schnauze fest. Nüsse und Eicheln vergräbt es meist im Boden, an Baumstrünken oder anderen senkrechten Hindernissen, was das Wiederfinden erleichtert (HEDIGER 1945). Es scharrt mit den Vorderbeinen ein Loch (1), legt darin die Nuß ab (2) und rammt sie mit kräftigen Stößen (3) der entblößten oberen Schneidezähne fest. Dann wischt es abwechselnd mit den Vorderbeinen loses Erdreich von der Seite über das Loch (4) und preßt es darüber fest (5) (Abb. 2).

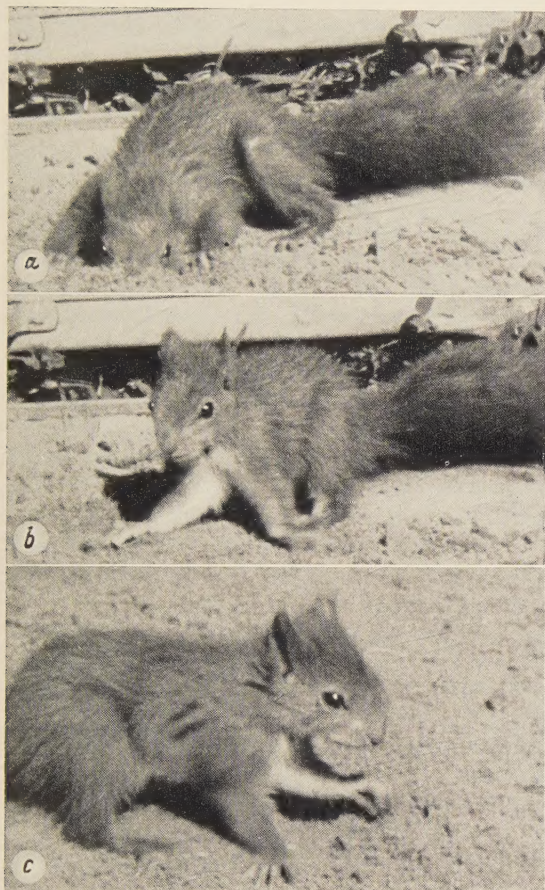


Abb. 2: Futterverstecken a) Ablegen, b) und c) Zudecken (aus dem wiss. Film E 143, EIBL-EIBESFELDT 1962) phot. H. KACHER

dies sogar, ohne ihre erste Nuß zu kosten. Auf ihrer Suche nach einem Versteck verließen manche den Käfig. Stießen sie gegen eine Ecke oder Kante, dann versuchten sie, die Nuß dort abzulegen und festzustößen. Oft scharrtten sie vorher. In Zimmerecken begannen 2 ♂♂ sofort auf dem festen Boden zu scharren, legten die Nuß ab, stießen sie mit der Schnauze fest und machten schließlich die Zudeck- und Festdrückbewegung, obgleich sie gar nichts aufgegraben hatten. In der gleichen Situation vollführte ein ♀ die Bewegungen 1—4. Das zeigt, daß wir es hier mit einer sehr starren, einsichtslos ablaufenden, angeborenen Handlungsfolge zu tun haben. Wenn ein unerfahrenes Eichhörnchen zum ersten Male in Erdreich vergraben durfte, dann folgten fast immer alle 5 Einzelhandlungen einander, immer in der bereits erwähnten Ordnung. Auf festem Boden dagegen blieb es meist bei Scharren, Ablegen und Schnauzenstoßen.

Von den insgesamt 18 Versuchstieren zeigten 8 beim ersten Male alle 5 oder wenigstens 4 Einzelhandlungen, davon 3 Tiere, obgleich sie nichts aufgraben konnten. 7 Eichhörnchen machten beim ersten Male die Bewegungen 1—3, drei nur die Bewegungen 2 und 3. Sie alle hatten anfangs keine Gelegenheit zu graben, sondern scharrtten auf festem Boden. Dieselben Tiere zeigten

Die Vergrabebehandlung besteht somit aus Scharren, Ablegen, Feststoßen, Zudecken und Festdrücken. Mitunter fallen einzelne dieser Bewegungen aus; wenn sie jedoch erscheinen, dann immer in der angegebenen Reihenfolge.

Um einem Eichhörnchen alle Informationen vorzuenthalten, die es zum Erlernen einer so vielfältigen Bewegungsfolge braucht, nahmen wir 8 ♀♀ und 10 ♂♂ vor dem Augenöffnen aus dem Nest und zogen sie in Einzelkäfigen, mit nur einem leeren Holzkistchen als Einrichtung, bei flüssiger Nahrung auf. Den 2 bis 2½ Monaten alten, völlig zahmen Jungen boten wir zum ersten Male offene Haselnüsse und öffneten die Käfigtüre. Sie nahmen die Nuß, drehten sie wiederholt in den Händen, fraßen sie meist auf und bekamen weitere, bis sie satt waren. Dann ließen sie den Brocken nicht einfach fallen, sondern begannen mit der Nuß im Maul den Boden abzusuchen. 2 ♂♂ und ein ♀ taten

schon, als sie erstmals Erde sahen, den vollständigen Ablauf. Nur ein ♀ blieb auch dort bei den Bewegungen 1—3.

Hatte ein Eichhörnchen seine Nuß abgelegt, ohne sie zuscharren zu können, dann nahm es die Nuß oft wieder auf und versuchte es an anderer Stelle von neuem.

Beim Vergraben der ersten Nuß in Erde scharren sie das Loch und legen die Nuß mit Schnauzenstoßen ab, dann folgten die Bewegungen 4 und 5, aber wenn eines sich nach dem Feststoßen in Fortlaufintention zur Seite wendete, deckte es (4) am falschen Ort ins Leere, und die Nuß blieb unbedeckt. Bei diesem Anblick stutzte das Eichhörnchen oft, lief zurück, schnupperte an der Nuß und deckte sie diesmal wirklich zu, manchmal nach Schnauzenstoßen. Oder es nahm die Nuß sogar wieder auf und versteckte sie nochmals. Dagegen schoben erfahrene Eichhörnchen die Erde immer genau über die Nuß. Übung scheint die Güte der Orientierung zu verbessern, wobei offenbar das Verschwinden der Nuß belohnend wirkt (S. 745). Läßt man unerfahrene Eichhörnchen mehrmals nacheinander verstecken, dann „ermüdet“ die Handlung; schon nach zwei bis drei Versuchen scharrt das Tier kürzer, zuletzt nur ein- bis zweimal, macht nach dem Feststoßen nur ein bis zwei Zudeckbewegungen und drückt nicht fest. Weiterhin fällt das Zudecken, danach auch das Scharren aus, so daß nur mehr Ablegen und ein sehr flüchtiges Feststoßen übrigbleiben (leichtes einmaliges Betupfen mit der Schnauze). Ist die Handlung völlig ermüdet, dann nimmt das Eichhörnchen keine weitere Nuß an. Es beschnuppert sie wohl, stößt aber dann mit der Schnauze ablehnend dagegen (3) und wendet sich ab. Wenn man ihm die Nuß dennoch ins Maul steckt, läßt es sie oft fallen.

Ein Eichhörnchen ermüdet im allgemeinen schneller, wenn es nicht in Erde vergraben kann. Eines, das keine Nüsse mehr hortet, vergräbt danach gebotene Apfelstücke meist in normalem Ablauf. Offenbar ermüden nicht die motorischen Zentren, sondern es handelt sich um Adaptationserscheinungen im Sinne von PRECHTL (1953), wobei die einzelnen Glieder der Verhaltenskette in der Reifenfolge ausfallen, in der vermutlich ihre Schwellenwerte abnehmen.

Da also völlig unerfahrene Eichhörnchen über alle 5 Einzelbewegungen des Vergrabens verfügen, sind sie nachweislich Erbkoordinationen. Für manche ist die auslösende Reizsituation bekannt. Senkrechte Hindernisse lösen z. B. das Scharren aus. Aber auch wenn gar kein Loch gemacht wurde, läuft die einmal begonnene Vergrabehandlung wie üblich mit Scharren und Ablegen weiter, ohne daß ein Loch sichtbar ist, ja auch das Zudecken und Festdrücken können folgen. Der Ablauf wird offenbar nicht nur über angeborene Auslösemechanismen durch Außenreize gesteuert; darüber hinaus ist die ganze Bewegungsfolge auch ohne Mithilfe von Außenreizen erbgeordnet. Doch sind die Bewegungen bei wirklichem Vergraben ausgiebiger: der Bewegungserfolg wirkt verstärkend, die Rückmeldungen beeinflussen den Ablauf; in festem Boden scharrt das Tier länger als in lockerer Erde. In dieser Hinsicht ist der Ablauf variabel, gegen Störungen von außen offen. Vergräbt das unerfahrene Eichhörnchen dagegen auf fester Unterlage, dann schnurrt die programmierte Folge zügig ab: Auf vier bis fünf Scharrbewegungen folgen drei bis fünf Schnauzenstöße, etwa ebensoviele Zudeckbewegungen und ein- bis zweimaliges Festdrücken. Dann treffen die Kriterien der Erbkoordination auch für den gesamten Bewegungsablauf zu.

Wiederholungen einzelner Glieder der Kette sind möglich. Dem Zudecken kann z. B. noch einmal Schnauzenstoßen und neuerliches Zudecken folgen. Auch kann die Kette an verschiedenen Stellen unterbrochen werden. Vor allem Erfahrene scharren oft kurz an diesem und jenem Ort, ehe sie wirklich vergraben, oder sie nehmen die Nuß nach Ablage wieder auf und

suchen weiter. Manchmal wird eine Handlung übersprungen, z. B. das Scharren vor dem Ablegen. Wiederholt sah ich auch, daß ein Eichhörnchen scharrte, dann das aufgescharrte Loch wieder zudeckte, ohne die Nuß vorher abzulegen, und weiter suchte.

b) Das Futterverstecken der Agutis (*Dasyprocta aguti* L.)

Satte Agutis scharren mit den Vorderbeinen ein Loch, legen den Futterbrocken ab, schieben mit den Vorderbeinen lose Erde darauf und drücken sie mit den Pfoten fest. Meine 4 von der Geburt an isoliert aufgezogenen Agutis hatten in ihren Kistchen ohne Streu nichts, um darin zu graben, erhielten aber auch feste Nahrung. Als sie im Alter von einem Monat erstmals Gelegenheit dazu hatten, konnten sie es alle. Schon im Wohnkistchen bemühten sie sich, natürlich vergeblich, die Futterbrocken in einer Ecke zu verscharren. Dann blickten sie nach einigen Zudeckbewegungen auf das am Boden liegende Stück, beschnupperten es und versuchten von neuem, es zuzudecken. Das konnte sich einige Male wiederholen. Angesichts des immer noch offen daliegenden Brokens kratzten sie sich oft flüchtig die Flanke, eine in unlustgetönten Konfliktsituationen, z. B. wenn das Futter zu heiß ist, häufige Übersprungbewegung. Beim erfolglosen Versteckversuch wäre entsprechend das Ausbleiben eines offenbar „erwarteten“ Erfolges unlustbetont. Das verstärkt das Bemühen des Tieres, wirklich zu verstecken und hilft, erfolgloses Bemühen abzudressieren.

c) Das Futterhorten der Wanderratte (*Rattus norvegicus* Berk.)

wurde meist an der domestizierten Wanderratte untersucht, obgleich sie es, wie SMITH u. ROSS 1953 betonten, im Freien nur selten tut und man sich daher besser an einen „natürlichen Horter“ hielte, dessen Überleben als Art von der Sammelaktivität abhängt.

Die sammelnde Ratte ergreift das Futter — auch leicht verderbliche Brocken — mit dem Maul, trägt es zum Unterschlupf, legt es dort ab und frißt sogleich oder schleppt erst weiteres herbei. Stapelplätze sind der eigene Bau oder, wenn der zu fern liegt, Deckungslöcher nahe beim Fundort (STEINIGER 1950). Die Bewegungen des Aufnehmens, Tragens und Ablegens sind die gleichen wie beim Genist- oder Jungentransport (S. 738).

MORGAN (1947) spricht vom angeborenen „Horte-Instinkt“. Bei Hunger und Kälte wird mehr gesammelt. Ratten, die in der Jugend hungerten, sammeln im Alter stets mehr als normal aufgewachsene. Das Verhalten wird also durch Erfahrungen deutlich beeinflusst.

BINDRA (1948 a, 1948 b) meint, Fressen und Futtersammeln seien gleich motiviert. Die hungrige Ratte trage ein, weil sie sich am weniger bekannten, meist deckungslosen Futterplatz nicht sicher fühle. Bedeckte er den Futterplatz und den Laufgang zum Wohnkäfig von oben, dann fraßen die Ratten gleich am Futterplatz; nach Entfernung der Bedeckung, horten sie wieder (s. a. HESS 1953). Dieses Futtereintragen wird schließlich zur festen Gewohnheit, auch des satten Tieres.

Auch MARX (1950, 1951) hält das Bedürfnis der Ratte, in Sicherheit zu fressen, für das Motiv zum Horten. Im übrigen werde das Verhalten *zur Gänze gelernt*. Zunächst würden sich Gewohnheiten ausbilden, wie das Ergreifen von Futter, das durch Störungen ausgelöste Umhertragen und das dem Fressen vorangehende Auslassen der Brocken. Die Ratte neige ferner dazu, heimwärts zu laufen. Finde sie nun in fremder Umgebung einen Futterbrocken, dann würde Ergreifen, Tragen, Heimlaufen und Ablegen folgen. Hat sie dann im Nest gefressen, wird sie wieder durch ihre Erinnerung an weiteres Futter bewegt, zum Futterplatz zurückzukehren. So würde das Sammeln zur Gewohnheit. Zur Stützung seiner Hypothese führt MARX an, daß Ratten, die nicht vom Eingetragenen fressen durften, zu sammeln aufhörten, während die anderen weiter sammelten. Ob durch das Ausbleiben der Belohnung allerdings ein angeborenes Verhalten unterdrückt wird, oder ob sie ein unspezifisches Eintragen wirklich erst zum Horten macht, ist durch die Versuche nicht entschieden.

Die Verhaltensweisen des Hortens beobachtet man auch bei Tieren, die nie einen festen Gegenstand tragen durften und daher nicht üben konnten (S. 738 u. 741). LOWNEY (1958) fand, daß mit flüssiger Nahrung aufgezogene Ratten ebensogut Futterbrocken eintragen wie normal aufgewachsene.

Wir prüften das Horten 7 unerfahrener ♂♂ und 12 unerfahrener ♀♀, die isoliert mit Pulverfutter in Gitterkäfigen aufgezogen wurden, im Alter von 9 Monaten. Ein Gitterkäfig, in dessen Mitte 20 kleine Brotstückchen lagen, wurde an der Schmalseite des Wohnkäfigs befestigt und die Trenntüre entfernt. 6 ♂♂ und 9 ♀♀ holten Futterbrocken in den eigenen Käfig, 4 ♂♂

und 3 ♀♀, die alle etwas scheu waren, besonders zülig. Die anderen holten nur anfangs Brotstückchen zur Schlafstelle und fraßen danach auch am Futterplatz. Ein zahmes ♂ und 2 zahme ♀♀ taten das von Anbeginn, während ein scheues ♀ überhaupt nicht sammelte. Bis auf dieses beschnupperten alle zuerst den fremden Käfig, setzten Harntröpfchen als Duftmarken ab und nahmen dann erst vom Futter, das sie meist in ihren Wohnkäfig trugen. Dort fraßen sie, bevor sie weiteres holten. Die zahmen Tiere waren innerhalb weniger Minuten im anderen Käfig heimisch; ihre anfangs deutlich erhöhte Schreckbereitschaft hörte auf, sie koteten weniger und blieben dann auch zum Fressen im fremden Käfig in einer Ecke sitzen. Ein ♀ zeigte nach dem Eintragen des ersten Futterbrockens typische Nestbaubewegungen, weitere 4 taten es im Verlauf des Versuchs.

Die unerfahrenen Ratten fraßen anfangs immer vom eingetragenen Futter, auch wenn sie kurz vor dem Versuch das gleiche zerrieben bekommen hatten. Der feste Gegenstand reizte ganz offensichtlich zum Benagen. Nur ein unerfahrenes ♀ tat dies nicht. Erfahrene Ratten dagegen trugen öfters den ersten Futterbrocken ein und gleich darauf den nächsten, ohne vorher zu kosten.

Die Befunde passen zu denen von BINDRA und HESS. Die Ratte dürfte primär deshalb horten, weil sie in Sicherheit fressen will; auch meine Tiere horteten nicht mehr, sobald sie im neuen Käfig zuhause waren. Das Ergreifen und Tragen von Gegenständen brauchen sie allerdings nicht erst zu lernen, was auch LOWNEY (1958) betont. Das Tier *muß* aber *einen sicheren Platz kennen, zu dem es eintragen kann*; nur insofern ist Dressur Voraussetzung für das Horten (s. a. Nestbauverhalten S. 733). SMITH und ROSS (1953) fanden, daß Hausmäuse auch ohne vorherige Erfahrung mit festen Futterbrocken oder anderen Gegenständen genau so wie erfahrene Futter horteten. Eine eigene, vom Fressen unabhängige, angeborene Motivation zum Futtersammeln läßt sich nicht nachweisen.

d) Das Futtersammeln des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.)

Hamster fressen im allgemeinen nicht außerhalb des Baues, sie tragen das Futter ein, wozu sie Backentaschen und eigene Verhaltensweisen zu ihrem Gebrauch entwickelten (EIBL-EIBESFELDT 1953 a, LOCHBRUNNER 1956).

9 Hamster, die wir vom 7. Tag an isoliert mit flüssiger Nahrung aufgezogen hatten, füllten am 25. Tag bei erstmaliger Darbietung fester Kost ihre Backentaschen mit Sonnenblumensamen, ohne vorher davon zu kosten, trugen sie in ihre Schlafcke und entleerten sie dort durch Ausstreifen mit den Vorderpfoten, beides mit genau denselben Bewegungen wie erfahrene Tiere. BEVAN und GRODSKY (1958) fanden, daß Goldhamster, die sie mit Futterkügelchen aufzogen, diese besser hamsterten als mit flüssiger Nahrung aufgezogene. Immerhin konnten es auch die unerfahrenen, so daß der Schluß, das Hamstern würde gelernt, etwas übereilt scheint. Über die doch recht eigenartigen Bewegungen beim Füllen und Entleeren der Backentaschen schreiben diese Autoren nichts.

e) Vergleichende Bemerkungen zum Futterhorten

Die vergleichende Untersuchung des Futterhortens zeigt, wie gefährlich voreilige Verallgemeinerungen aus der Kenntnis nur einer Art sind. Beim Futtereintragen der Ratte spielt Lernen eine große Rolle, und es wird auch nur dann gehortet, wenn ein Sicherheitsgefälle zwischen Heim und Futterplatz besteht. Eine Ratte in Freßstimmung ist auch in Hortestimmung. Die Ansicht, das Horten entwickle sich aus dem Bedürfnis, in Sicherheit zu fressen, hat viel für sich. Allerdings sind die Teilakte: Ergreifen, Tragen, Ablegen ganz sicher nicht in der Weise gelernt, wie es MARX vermutet. — Das Futterhorten des Hamsters hat sich stammesgeschichtlich wohl aus dem Be-

dürfnis entwickelt, in Sicherheit zu fressen, doch ist die Spezialisierung weitergegangen. Auch der satte unerfahrene Hamster sammelt ihm unbekanntes Futter, ohne erst davon zu kosten, und er weiß seine Backentaschen in der arttypischen Weise zu gebrauchen.

Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Eichhörnchen, das seine Vorräte weder in seinem Bau noch an anderen Zufluchtsorten versteckt. Vielleicht ist das Futtervergraben in der Erde eine Reminiszenz an bodenbewohnende Ahnen. Dann könnte sich das Futterhorten stammesgeschichtlich auch beim Eichhörnchen nach der Sicherheitshypothese entwickelt haben. Heute sind jedoch Fressen und Futterverstecken nach Motivation und Bewegungsablauf völlig verschieden.

2. Wie sich die Technik des Nüsseöffnens beim Eichhörnchen entwickelt

a) Das Nüsseöffnen

Erwachsene Eichhörnchen öffnen meist eine Haselnuß, indem sie mitten über eine Breitseite von der Basis bis zur Spitze eine Furche nagen und ebenso oft auch gegenüber, so lange, bis es ihnen gelingt, die Schalenhälften mit den hebelartig in die Furche eingeführten unteren Nagezähnen auseinanderzuprennen (Abb. 3, EIBL-EIBESFELDT 1958 a).

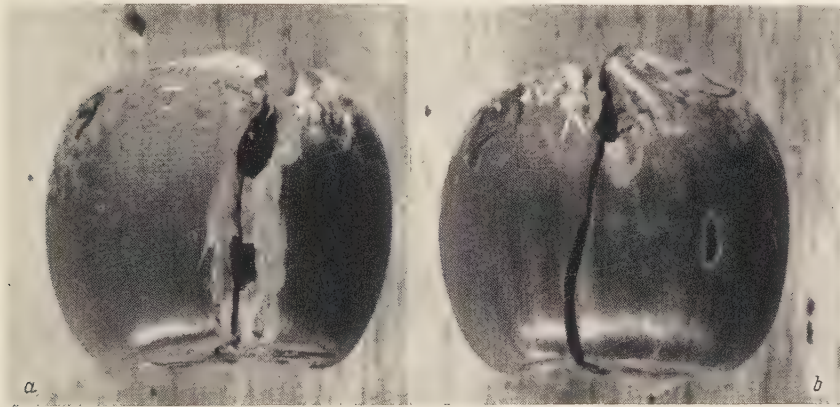


Abb. 3 a, b: Mit Sprengtechnik geöffnete Haselnuß

Junge Eichhörnchen sind zunächst sehr ungeschickt. Sie nagen viele Furchen kreuz und quer über die ganze Nuß (Abb. 4 a, b), bis diese an einer Stelle durchbricht. Während sie nagen, probieren sie immer wieder, die unteren Nagezähne hebelnd einzusetzen. Aber die Versuche mißlingen, solange die Nagefurchen so ungeordnet sind.

Nach und nach nagen sie wenige, nicht mehr regellos angeordnete, sondern parallel zur Holzfaser ausgerichtete Furchen, die von der Basis zur Spitze der Nuß ziehen (c). Schließlich beherrscht das Tier die erwähnte Sprengtechnik mit Furche und Gegenfurche. Es entwickeln sich aber auch andere Techniken. So hatte ich Eichhörnchen, die nur eine kurze Furche zur Nußspitze und drei weitere kurze Nagefurchen jeweils etwa im rechten Winkel dazu nagten, so daß sie ein viereckiges Stück aus der Nuß herausbrechen konnten (Abb. 5). Diese individuellen Verschiedenheiten weisen auf das Ausnutzen persönlicher Erfahrung hin. Allerdings haben von

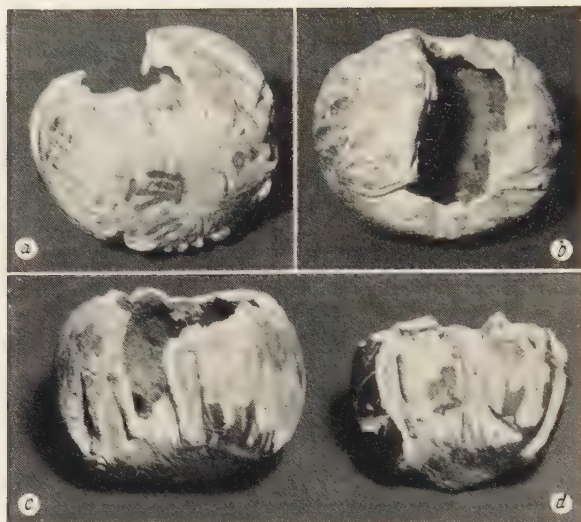


Abb. 4: a) Sicht auf die Basis, b) auf die Spitze einer von einem unerfahrenen 66 Tage alten ♂ geöffneten 4. Haselnuß. Zahlreiche Nagespuren haben die Nuß regellos zerfurcht, c) 13. und 14. Nuß desselben ♂ mit parallelen Nagefurchen

34 Eichhörnchen nur 2 die Lochsprengtechnik ausgebildet, und eines von beiden ging später zur beschriebenen Sprengtechnik über. Andere davon abweichende Techniken entstanden nur vorübergehend.

Um zu erfahren, ob vielleicht der bevorzugten Sprengtechnik eine angeborene Disposition zugrunde liegt und ein Lernen etwa nur durch Reifung vorgetäuscht sein mag, zogen wir 16 Eichhörnchen in normal strukturierter Umgebung so auf, daß sie zwar vielerlei benagen, aber keine Nüsse oder Fruchtkerne öffnen konnten. Mit 4—6 Monaten bekamen sie ihre erste

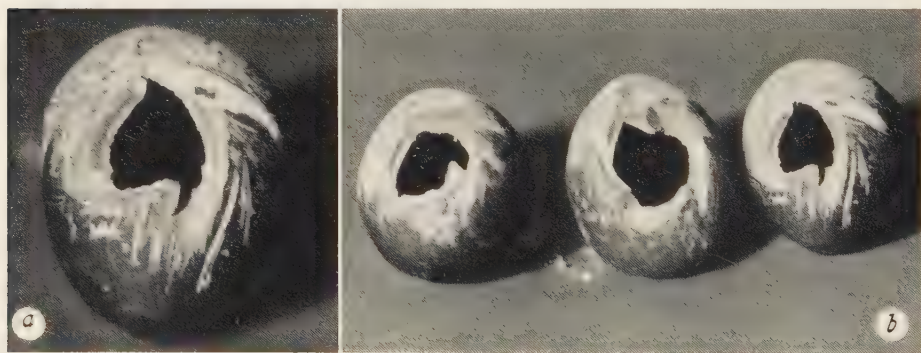


Abb. 5 a, b: Lochsprengtechnik erfahrener Eichhörnchen

Haselnuß und in den folgenden Tagen je eine, bis sie 20—30 Nüsse geöffnet hatten. Sollte die Nußöffnertechnik eine heranreifende Instinkthandlung sein, dann müßten erwachsene Tiere bereits die erste Haselnuß ohne überflüssige Nagespuren geschickt in zwei Hälften sprengen. Das war bei keinem Versuchstier der Fall. Alle nagten überflüssige Furchen, wenn auch nicht so viele wie jüngere Tiere; dies wohl nur, weil sie wesentlich kräftiger waren und daher schneller durch die Schale kamen. Manche nagten ein Loch an der Basis der Nuß, andere an der Seite oder Spitze, ohne eine Stelle zu bevorzugen. Nur 3 Tieren gelang nach einigen überflüssigen Furchen bei ihrer ersten Nuß eine richtige Sprengfurche. Alle Versuchstiere drehten die Nuß und versuchten sie zu sprengen. Die 3 Eichhörnchen, die gleich beim ersten Mal die beste Sprengtechnik entdeckten, blieben dabei. Andere lernten sie nach 7—20 Nüssen. Zwei Versuchstiere allerdings, die beim ersten Mal durch Nagen eines Loches an der Basis der Nuß erfolgreich waren, blieben länger bei dieser Technik

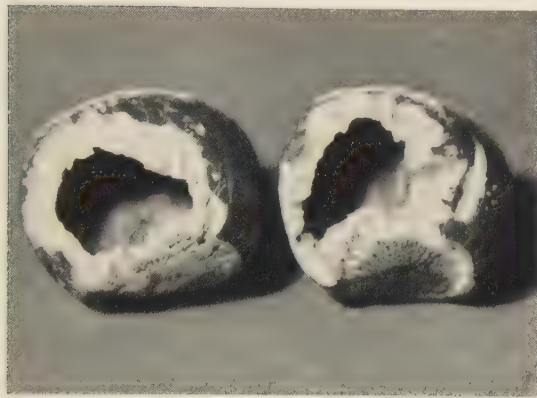


Abb. 6: Lochnagetechnik

(Abb. 6). Dieser erste Erfolg mit der an sich weniger eleganten Methode verbaute ihnen vorübergehend den Weg zur besten Lösung. Sie lernten dann innerhalb einiger Wochen ebenfalls zu sprengen, entwickelten jedoch dabei die erwähnte Lochsprengtechnik. Eines der beiden blieb dabei, das andere ging später zur Sprengtechnik mit Furche und Gegenfurche über.

Die Lochsprengtechnik entwickelte sich aus dem Lochnagen: die Eichhörnchen

lernten, mit immer weniger zahlreichen, etwa rechtwinklig aufeinander stehenden Furchen ein Stück aus der Schale zu sprengen. Sie benagten weiterhin die Basis der Nuß, wechselten aber später zur dünneren Spitze (Abb. 7).

Für das Lernen der verschiedenen Techniken des Nußöffnens spricht die abnehmende Zahl überflüssiger Nagespuren und die immer kürzere Zeit bis zum Erfolg: anfangs sind es oft 15—20 Min.; ist einmal eine Technik entwickelt, dann 2—3. Ein ♀, das am ersten Tag 15 Min. nagte, brauchte am zweiten 13, am dritten 9 und an den folgenden Tagen 5, 5, 7, 8, 5, 5, 4, 6, 3, 2 und 5 Min.

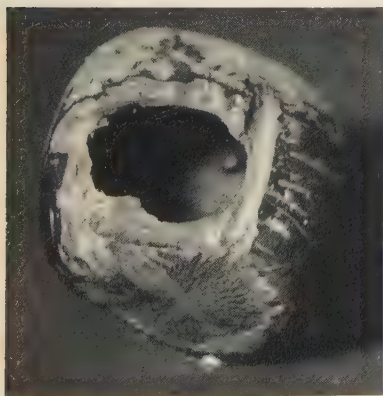


Abb. 7: Die aus der Lochnagetechnik entwickelte Lochsprengtechnik

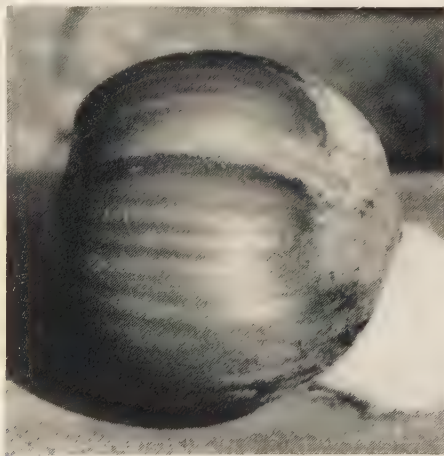


Abb. 8: Unversehrte Haselnuß. Man beachte die seichte Rinne in der Breitseite

Wieso enden aber die meisten Eichhörnchen bei der gleichen Sprengtechnik? Offenbar entspricht diese Technik der Struktur der Nuß am besten. Parallel zur Faser nagt es sich leichter, als quer dazu, und die Spitze ist weniger hart als die Basis. Den ersten Lernfortschritt sieht man an den parallel zur Faser verlaufenden Nagefurchen (Abb. 4 c). — An der stärker gewölbten Schmalseite gleiten die Zähne leichter ab als an der Breitseite mit ihrer seichten Furche von der Basis zur Spitze (Abb. 8). Hier finden die unteren Nagezähne guten Halt, und so vertieft das Eichhörnchen die bereits vorhandene Rinne zur Sprengfurche. Man könnte die Rinne geradezu als Anpassung der Nuß an das

Eichhörnchen auffassen, das ja zweifellos der Hauptverbreiter dieser Pflanzenart ist.

Walnüsse benagten die Tiere zuerst an verschiedenen Stellen des Wulstes und bevorzugten allmählich das weiche Stielende. Sie nagten von da ausgehend, der Naht folgend so lange, bis sie die Nuß in zwei Hälften sprengen konnten. Auch das wird gelernt; die Struktur der Nuß bestimmt die Technik. Ein Eichhörnchen, das Haselnüsse öffnen kann, muß trotzdem die Technik des Walnüsse-Öffnens erst lernen.

Plastiknüsse mit eingeschlossenen Naturkernen wurden meist nach nur flüchtigem Benagen vergraben.

Das Nüsseöffnen ist somit eine Instinkt-Dressurverschränkung aus den Erbkoordinationen *N a g e n* und *S p r e n g e n* und der erlernten Fertigkeit, die zweckmäßigsten Furchen anzulegen, um in möglichst kurzer Zeit zu sprengen, wobei die Form der Nuß die Art der Technik bestimmt. Noch laufende Untersuchungen zeigen, daß auch die Technik des Zapfenabschuppens gelernt wird. Unerfahrene versuchen Fichtenzapfen oft von der Mitte her zu benagen. Sie merken schnell, daß man besser von der Basis her Schuppe für Schuppe ablöst.

Während Eichhörnchen beim Futtervergraben starr handeln, zeigen sie für das Nüsseöffnen eine spezifische Lernbegabung. Für die vielen verschiedenen Nuß- und Steinfruchtsorten sind wenige Erbkoordinationen und eine Lernbegabung sicher auch vorteilhafter als eine angeborene Technik. Beim Futterverstecken dagegen ist es von selektionistischem Vorteil, wenn das Tier vom risikobehafteten Versuch- und Irrtumlernen entlastet ist. Es würde zu vieler Lernschritte bedürfen, eine solche Bevorratetechnik in Selbstdressur zu erwerben. Das Eichhörnchen müßte u. a. erst einmal während einer Notzeit erfahren, daß zufällig Aufbewahrtes vor Hunger schützt und dann noch aus vielerlei Enttäuschungen lernen, daß der Boden das sicherste Versteck für Nüsse ist.

Zusatz bei der Korrektur: In gerade laufenden Versuchen bekommen unerfahrene Eichhörnchen entkernte Haselnüsse, deren Hälften wieder zusammengeleimt wurden. Zwei Tiere, die ich bereits prüfte, öffneten die leeren Nüsse immer wieder und lernten dabei die Sprengtechnik. Der Ablauf bestimmter Bewegungen genügte in diesem Fall als Dressurbelohnung. Hatten sie nur eine kleine Öffnung gesprengt, dann nagten sie oft noch ein zweites Loch. War die Nuß dagegen gespalten worden, dann verloren sie das Interesse an den Schalenhälften.

b) Das Nüsseerkennen

Erfahrene wie unerfahrene Eichhörnchen sind an jedem festen Körper interessiert, den sie aufheben und drehen können. Holzwürfel von 2,5 cm Seitenlänge, Glasnüsse, gebrannte Tonkügelchen, Plastikkugeln, aus Holz geschnitzte Nüsse und dergl. untersuchten sie lange und nagten auch daran; ja sie vergruben selbst Tonkügel und Glasnüsse. Ein zahmes Eichhörnchen nagte einmal alle Glasnüsse des Christbaums ab und versteckte sie in Blumentöpfen. Wurmige und taube Nüsse öffnen sie anfangs immer; später lehnen sie sie nach kurzem Beschnupern und Drehen ab. Manche erkennen taube Nüsse sogar geruchlich.

3. Das Kampfverhalten

a) Begriffliches

Man kann als Kampfverhalten jede Art der Auseinandersetzung bezeichnen, die eine Vertreibung oder Vernichtung eines Artgenossen oder Artfremden zur Folge hat. SCOTT (1958 a) definiert als „agonistisches“ Verhalten *any sort of adaptation which is connected with a contest or conflict between two animals, whether fighting, escaping, or "freezing"*

may be included under this term (S. 16). Der Begriff „Feindverhalten“ würde dem entsprechen. In dieser sehr weiten Fassung umschließt er auch innerartliches und zwischenartliches Feindverhalten, das man aber besser auseinander hält, da Tiere mit Artgenossen sehr oft andere Kämpfe als mit Artfremden und auch feindspezifisches Fluchtverhalten zeigen.

Die Oryx-Antilopen verwenden beim innerartlichen Rivalenkampf ihre säbelartigen Hörner wie als Dolden, sondern reichten turnierartig, die Hörner seitlich gegen die des Partners anlegend, bis sie ineinanderfassen; dann drängen sie sich von der Stelle (WALTHER 1958). Während sie also mit Artgenossen unblutige Turniere austrichten, speißen sie den Feind mit gesenktem Kopf. Giraffen kämpfen untereinander mit ihren kurzen Hörnern; Fledermäuse wehren sie durch Haischläge ab (HEDIGER 1954, BACKHAUS 1961). Insofern ist es anartlich, innerartlich und zwischenartliches Kampfverhalten ohne weiteres zusammenzufassen. ARDREY (1961) meint z. B., der Mensch wäre so angriffslustig, weil sein Ahn *Australopithecus* ein „brutales Raubtier“ war. Das könnte zwar im speziellen Fall stimmen, ist aber nicht logisch aus der rauberischen Lebensweise abzuleiten. Pflanzenfresser sind ja keineswegs friedlicher. Auch Stiere kämpfen ja heftig miteinander.

Das Beutetang- und Kampfverhalten nach Funktion, Bewegungsablauf und wahrscheinlich auch Motivation verschieden sind, betrachten wir beide gesondert.

Jeder Tierhalter weiß, daß Tiere der gleichen Art oft miteinander kämpfen, während sie gegen Artfremde, solange sie nicht als Beute oder Raubfeind auftreten, durchaus verträglich sind. Man kann zu Eichhörnchen ohne weiteres Spitzhörnchen (*Ipaja*) setzen, ohne daß es zu Kämpfen kommt; gesetzt ich dagegen ein fremdes Eichhörnchen dazu, dann wird es sofort von den Ortsansässigen angegriffen und verfolgt. Umgekehrt ist es ebenso. Das gilt auch für viele Fische und Vögel. Nur nah verwandte Arten geraten leicht aneinander. Schwankungen der inneren Kampfbereitschaft führen mitunter dazu, daß ein Tier z. B. wenn es Junge pflegt, weniger selektiv auf Außenreize anspricht und dann auch Artfremde angreift (S. 727).

b) Das innerartliche Kampfverhalten und die Aggression

Bei der innerartlichen Auseinandersetzung unterscheiden wir aggressives und defensives Kämpfen. Aggressiv ist der allein durch die Wahrnehmung eines Artgenossen vor schmerzhaftem Kontakt ausgelöste Angriff. Defensiv sind die Abwehrhandlungen des Angegriffenen und schließlich seine Flucht. Diese Unterscheidung wurde von SCOTT (1958b) hervorgehoben, der aggressives Verhalten ontogenetisch aus dem defensiven ableitet.

Die verheerenden Folgen zweier Weltkriege führten zu gesteigertem Interesse an der innerartlichen Aggression. LORENZ (1943), weist auf die triebhafte Grundlage auch der menschlichen Aggression hin. Sie ist nach seinen Schlußfolgerungen ein echter Instinkt mit endogener Erregungsproduktion, der durch spezifische Schlüsselreize aktiviert wird. Demgegenüber sehen gewisse Milieutheoretiker aggressives Verhalten als erworbene Antwort (KUO 1961). Selbst SCOTT (1958b), der eine genetische Grundlage des Kampfverhaltens durchaus anerkennt, glaubt das. Er und KUO äußern zugleich die Ansicht, daß aggressives Verhalten etwas Böses, Unerwünschtes sei, vor dem man den Menschen bewahren müßte, und beide befassen sich mit den Möglichkeiten einer „Kur“.

SCOTTs in Gruppen aufgezogene Mäusemännchen blieben verträglich, während einzeln aufwachsende, die er täglich kurz mit einer fremden Maus zusammensetzte, um den 30. Lebensstag unverträglich wurden. Sie waren friedfertig, wenn er sie mit ♀♀ aufzog, dann täglich am Schwanz hochhob und am Rücken streichelte. In dieser Weise vorbehandelte vertrugen sich auch mit fremden ♂♂, ebenso junge Welpen, die er hochhob, sobald sie aggressiv waren, so daß sie in der Luft zappelten. Er konnte ferner durch künstlich herbeigeführte Niederlagen eine ranghohe aggressive Maus für längere Zeit in eine rangniedere ohne aggressive Neigungen verwandeln und umgekehrt eine friedliche rangniedere Maus durch Erfolge im Kampf angriffslustig machen.

Aggressives Verhalten wird demnach zweifellos von Erfahrungen beeinflusst. SCOTT meint sogar, es würde überhaupt gelernt. Die von Artgenossen angegriffene Maus würde auf einen Schmerzreiz zurückkämpfen. Schmerz sei der primäre kampfauslösende Reiz. Die Wahrscheinlichkeit, daß eine Maus einer anderen Schmerz zufüge, erhöhe sich bei Begegnung fremder Tiere. Es gäbe keinerlei inneren Anreiz zu kämpfen.

„We can also conclude that there is not such thing as a simple instinct for fighting, in the sense of an internal driving force which has to be satisfied“ (l. c. S. 62). „From a more general viewpoint, the experiments with mice show us that aggression has to be learned. Defensive fighting can be stimulated by the pain of an attack, but aggression in the strict sense of an unprovoked attack can only be produced by training“ (l. c. S. 20).

Das gibt ihm Hoffnung, die negativ bewertete Aggression („by human standards hostility and aggression are bad things“) in ihrer Ausbildung zu hindern, indem er z. B. Kanarienvogel in einem Milieu aufzieht, dem kampfauslösende Reize fehlen. McNEIL (1959) antwortete darauf in seinem ausgezeichneten Referat „Wieweit man solche Passivität auf Kosten der Initiative erkaufte, ist eine noch unbeantwortete Frage“:

KING und GURNEY (1954), deren isoliert aufgezogene Hausmäuse einen gleichgeschlechtigen Artgenossen weniger schnell angriffen, als mit ihresgleichen aufgezogene Kontrolltiere, bieten für diese Unterschiede in den Latenzzeiten zwei mögliche Erklärungen an: Die mit den Geschwistern aufgewachsenen könnten ihre Aggression gelernt haben. Dagegen spricht allerdings, daß man zwischen Geschwistern keinerlei tätliche Auseinandersetzungen beobachtet. Es könnte sich, wenn überhaupt, nur um latentes Lernen beim Gedränge ums Futter handeln. Wahrscheinlicher aber wird die angeborene Aggressivität bei den unerfahrenen Mäusen durch die Vielheit der neuen Reize zunächst unterdrückt. Sie untersuchen den neuen Artgenossen eingehend und putzen ihn sogar "... and finally, when they are no longer new to each other, they fight" (l. c. S. 328). Für diese Deutung sprechen auch die Versuche von BANKS (1962), dessen unerfahrene Mäuse ebenfalls aggressiv waren.

Kuo (1961) bemüht sich ähnlich wie SCOTT um eine Beseitigung aggressiven Verhaltens, das er als „unerwünschte antisoziale Gewohnheit“ auffaßt. Katzen, Hunde und Ratten, die er von früher Jugend an zusammenspernte, blieben verträglich und bildeten keine Rangordnung aus. Er meint, aggressives Verhalten sei kein notwendiges Übel sozialen Lebens, man brauche nur die Entwicklung solcher Verhaltensweisen zu unterdrücken, um eine friedliche und ruhige Gesellschaft ohne Streit und soziale Unterdrückung zu erhalten (l. c. S. 225).

Tier und Mensch sollen offenbar von Anbeginn „gut“ sein, und wenn sie doch „böse“ handeln, dann nur auf Grund schlechter Erziehung.

Entbehrt aggressives Handeln wirklich der triebhaften Grundlage? Ist es nur eine erworbene Antwort ohne arterhaltende Funktion? Aus der nachweislichen Beeinflussbarkeit aggressiven Verhaltens durch Dressur läßt sich das nicht folgern, wissen wir doch, daß auch Triebhandlungen z. B. durch Dressur unterdrückbar sind. Anders wäre es, wenn es sich zeigte, daß Tiere ohne schmerzliche Erfahrung mit Artgenossen friedlich blieben.

Unsere Fragestellung lautet daher:

1. Reagieren Tiere, die nie mit Artgenossen kämpfen konnten und auch nie von solchen beschädigt wurden, aggressiv auf das Erscheinen eines gleichgeschlechtigen Artgenossen?
2. Wenn ja unter welchen Umständen, und was sind die kampfauslösenden Reize?
3. Welche funktionellen Einheiten des Kampfverhaltens sind Erbkoordinationen, und was wird dazu gelernt?

Da aggressives Verhalten sogar als krankhafte Entartung angesehen wurde, untersuchen wir, ob ihm nicht doch eine arterhaltende Funktion inneohnt. Unter den Wirbeltieren ist es sehr verbreitet. Nur Heringe und einige andere Schwarmfische sowie Lurche kämpfen wahrscheinlich gar nicht. Man kämpft um Raum und Nahrung, denn der Artgenosse ist bei gleichen Ansprüchen ein Konkurrent. Da jeder für sich und seinen Nachwuchs einen lebensnotwendigen Mindestraum braucht, müssen Lebewesen Mechanismen entwickeln, durch die sie den Artgenossen zwingen können, Platz zu machen. Ein Mittel dazu ist die innerartliche Aggressivität. Es ist dabei im Prinzip gleich, ob ein Einzeltier ein Revier für sich beansprucht und gegen jeden Artgenossen verteidigt oder ob sich mehrere Artgenossen zu einem sozialen Verband zusammenschließen und ein gemeinsames Revier gegen Rudelfremde verteidigen. Der Druck auf den Nachbarn verhindert die Überfüllung eines Lebensraumes. Er zwingt die Überzähligen zum Abwandern und zur Erschließung neuer Lebensräume.

Tiere streiten ferner um Geschlechtspartner. Das führt zur Fortpflanzungsauslese gesunder, kräftiger und wendiger Individuen, die auch besser für die Nachkommenschaft sorgen können. Männliche Galapagos-Seelöwen (*Zalophus wollebaeki* Sivertsen) schwimmen tagsüber vor der Küste auf und ab und scheuchen Junge ins Seichte zurück (EIBL-EIBESFELDT 1955 a).

Solche Auslesevorteile aggressiven Verhaltens machen seine stammesgeschichtliche Entwicklung verständlich. Über die dem Kampfverhalten zugrunde liegenden physiologischen Mechanismen berichteten COLLINS (1944) und McNEIL (1959).

Bei lernbegabten, geselligen Tieren kommt es zur Ausbildung einer sozialen Rangordnung. Sie kämpfen einmal reihum, erfahren aus Sieg und Niederlage, wer stärker ist und richten danach ihr weiteres Verhalten. Sind die Verhältnisse einmal stabil, dann weiß jeder seine Rangstufe, und es genügt ein kurzes Drohen des Ranghohen, um einen Rangtiefen in die Schranken zu weisen.

LORENZ (1943) hat zum ersten Mal darauf hingewiesen, daß turnierartige Kämpfe zwischen Artgenossen kaum je tödlich, ja selten zur ernsthaften Verletzung führen. Die Gegner messen ihre Kräfte, ohne daß der Schwächere beschädigt wird. Der Selektionsdruck, der zur Ausbildung solcher Kommentkämpfe führt, ist leicht zu verstehen: Es wirkt arterhaltend, wenn der schwächere Nachbar vertrieben und von der Fortpflanzung zunächst ausgeschlossen wird. Aber er soll leben bleiben, so daß er später einmal siegen kann.

Allerdings kämpfen nicht alle Wirbeltiere turnierartig, sondern nur solche, die den Artgenossen leicht verletzen können und selbst dann nur, wenn dem Besiegten keine Flucht möglich ist. Zwei rivalisierende Hamster oder Wanderratten beißen heftig aufeinander ein. Der Beschädigungskampf endet mit der Flucht des Verlierers, der mit wenigen Sätzen entteilt. Bei anderen Arten endet der Beschädigungskampf mit einer Demutstellung, die den Mord am Artgenossen hemmt. So bietet der nach kurzem Bißwechsel besiegte Wolf dem Gegner seine Kehle dar und hemmt damit weitere Angriffe (LORENZ 1943).

Bei manchen Arten wurde der ganze Kommentkampf zum unblutigen Turnier. Männliche Meerechsen stürzen nach einleitendem Drohen aufeinander los, prallen mit den Schädeln zusammen und versuchen sich vom Platz zu schieben (Abb. 9). Wer aufgibt, legt sich flach vor den Sieger hin und räumt langsam rückwärtskriechend das Feld. Der respektiert die Demutsgebärde und wartet in Drohstellung den Rückzug ab (EIBL-EIBESFELDT 1955 b, 1961).



Abb. 9: Das Turnier der Meerechse a) Kampf, b) Demutstellung des Unterlegenen (rechts) Zeichnung H. KACHER

Vergleichbare Turniere wurden von Fischen (OEHLERT 1958, WICKLER 1957, SCHAPITZ 1962, SEITZ 1941), Zauneidechsen (KITZLER 1954), Wüstenleguanen (CARPENTER 1961), Giftschlangen (SHAW 1948, THOMAS 1960), Hirschen (SIEWERT 1940), Antilopen (WALTHER 1958, 1962) und Schafen (BRUHIN 1953) beschrieben.

Diese Turnierkämpfe beweisen die außerordentliche Bedeutung aggressiven Verhaltens für den Bestand vieler Arten, sonst wäre es ja dort, wo es schädigt, ausgelesen worden. Das Vorhandensein eigener Turnierwaffen (z. B. Schädelpanzerung) und die dazu passenden, artspezifischen Bewegungsabläufe machen es wahrscheinlich, daß es sich hier um erbangepaßtes Verhalten handelt.

c) Das innerartliche Kampfverhalten der Wanderratte

α) Das Kampfverhalten erfahrener Ratten

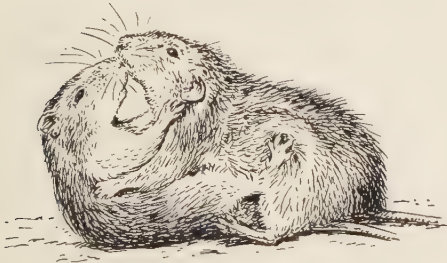
Zwischen Mitgliedern eines Rattenrudels gibt es kaum Beschädigungskämpfe (STEINIGER 1951, EIBL-EIBESFELDT 1952). Rudelfremde Artgenossen werden dagegen verfolgt und gebissen.

Zwei einander fremde, etwa gleich starke Ratten-♂♂ nähern sich vorsichtig mit gesträubtem Fell, leichtem Buckel und die Breitseite zeigend. Sie umkreisen den Gegner, als wollten sie ihn von hinten fassen; das ihm zugekehrte Hinterbein halten sie stoßbereit. Sie drohen durch Reiben der unteren Schneidezähne an den oberen (Zähnewetzen) und fiefen. Bei hoher Erregung zittert ihr Schwanz waagerecht, ebenso bei Hausmäusen, die dabei ein rasseln- des Geräusch erzeugen. Mit formal gleicher Bewegung rasseln die Stachel- schweine, deren eigens zu Resonanzkörpern umgebildete Schwanzstacheln dabei aufeinanderschlagen. Die angreifende Ratte schiebt sich mit der Breit- seite an den Gegner heran und drückt ihn in eine Ecke (Abb. 10 a, b). Sie meidet plötzliche Bewegungen, die das Abwehrbeißen des Gegners auslösen



Abb. 10 a, b: Bedrängen des Gegners durch den Angreifer (rechts) mit Breitseitsdrohen, Haaresträuben und Buckeln. c, d: mit Pfotenschlägen und Treten kämpfende Wanderratten; aus dem wiss. Film E 131 u. E 132, EIBL-EIBESFELDT 1957; Aufnahme: K. PHILIP

könnten. Soweit ist die Auseinandersetzung unblutig, und sie endet auch häufig damit, daß der Bedrängte mit einem Satz über den Angreifer wegspringt und flüchtet. Er wird nur kurz verfolgt.



Zum Beschädigungskampf kommt es, wenn einer den anderen mit einem Hinterbein tritt oder ihn beißt, meist in die Flanke. Beide rollen dann zu einem Knäuel verbissen auf dem Boden und treten sich kräftig mit den Hinterbeinen. Nach wenigen Sek. trennen sie sich, und einer flieht.

Greifen kräftige ♂♂ schwächere an, laufen sie mit gestäubtem Fell auf den Gegner zu, richten sich kurz vor ihm auf den Hinterbeinen auf und springen ihn so an, manchmal zu kurz, als wären sie im Angriff gehemmt. Das ist wohl eine mimisch übertriebene Überfallsdrohung. Der Überfallene bietet dem Gegner die Bauchseite und hat so alle Viere und die Zähne abwehrbereit.

Oft betrommeln die Ratten einander Bauchseite gegen Bauchseite und treten den anderen mit den Hinterbeinen (Abb. 10 c, d und Abb. 11). Auch das kann zum Bißwechsel führen. Läßt der Fremde den anderen ohne Abwehr heran, dann wird er oft überstiegen und durch Harntröpfchen markiert, was ♂♂ auch bei Begegnung mit fremden ♀♀ tun. Meist wehrt sich der andere, und es kommt zum Kampf.

Abb. 11: Verschiedene Phasen aus dem Kampf der Wanderratten (Zeichnungen von H. Kacher nach Filmaufnahmen)

Im Freien flüchtet der Verlierer. Das kann er in Gefangenschaft nicht, und da spezifische Tötungshemmungen fehlen, wird er meist sehr schnell umgebracht. STEINIGER (1950) weist auf die individuelle Kampftaktik hin: eine Wanderratte beschlich die Artgenossen und tötete sie durch einen in die Halsseite gezielten Biß.

β) Das Kampfverhalten unerfahrener Ratten

20 Wanderratten-♂♂ der grauen Wildform und 8 Albinos, alle vom 17. Tag an in Gitterkäfigen isoliert, wurden im Alter von sechs Monaten jeweils mit einem Artgenossen gleichen Geschlechtes zusammengesetzt. Es kämpften 5 unerfahrene Wildratten mit ihresgleichen, 5 weitere mit erfahrenen Wildratten und die restlichen 5 mit je einer erfahrenen weißen Ratte. Bei der ersten Gruppe wurden die beiden unerfahrenen Ratten in je eine Hälfte des Käfigs eingewöhnt und die Trennscheibe bei Versuchsbeginn entfernt. In den übrigen Versuchen waren nur die unerfahrenen Tiere im Käfig zuhause. Meist war einer deutlich der Angreifer, und zwar der Revierinhaber, wenn nur einer eingewöhnt war. Er näherte sich dem Eindringling mit leicht gesträubtem Fell, beschnupperte ihn an der Mund- und Analregion, wetzte die Zähne und schob den anderen mit der Breitseite in eine Ecke. Innerhalb spätestens 5 Min. biß er den Fremden, der nach kurzem Kampfe flüchtete.

Die oben beschriebenen Bewegungen des Kämpfens und Drohens beobachteten wir bei erfahrenen und unerfahrenen Ratten in gleicher Weise. Bei beiden ist im übrigen der Kampfverlauf recht wechselnd. Sie wurden in gleicher Weise allein durch das Auftauchen eines Artgenossen zum Angreifen herausgefordert. Nun meint KUO (1960), der Aggressivität bei isoliert aufgezogenen Vögeln sah, daß solch erzwungenes Einzelgängertum die Ausbildung geselligen Verhaltens unterdrücke, ohne allerdings zu erläutern, wieso sich Einzelgängertum gerade in Aggressivität äußere. Es waren jedoch auch jene von unseren Ratten angriffslustig, die mit Geschwistern und Eltern aufwuchsen. Sie taten zwar ihren Rudelgefährten nichts, griffen aber jeden Fremden an.

Damit eine Ratte angreift, muß sie allerdings in einem Gebiet zuhause sein, was wahrscheinlich einige Untersucher übersahen. Gewiß ist Revierbesitz nicht bei allen Tieren Voraussetzung dafür. Manche tragen ihr Hoheitsgebiet mit sich herum und greifen an, wo immer ein Artgenosse die „Individualdistanz“ (HEDIGER 1934) überschreitet.

Ein wesentlicher kampfauslösender Reiz ist sicherlich der Geruch, insbesondere der des gleichgeschlechtigen Artgenossen bzw. eine Komponente, die individuell variiert und daher eine Unterscheidung von fremd und bekannt ermöglicht. Durch Gewöhnung an den Individualgeruch wird die Aggression unter Rudelmitgliedern unterdrückt. Isoliert man eine Ratte einige Tage von ihrem Rudel, dann wird sie nicht mehr als zugehörig erkannt und bekämpft. Manchmal drohen Ratten durch Zähnewetzen und Haarsträuben, wenn man ihnen mit Fremdduft imprägniertes Nestmaterial vorlegt. Gleiches gilt vom Hamster, der auch beim Beschnupern fremder Duftmarken die Zähne wetzt (EIBL-EIBESFELDT 1953 a).

d) Vergleich mit anderen Säugern und Schlußfolgerungen

Wir beobachteten aggressives Verhalten auch bei anderen isoliert aufgezogenen Säugern, so bei Eichhörnchen. Handaufgezogene ♂♂ dieser Art bekämpfen nicht nur ihresgleichen, sondern bisweilen auch den Pfleger, wobei ein jahreszeitliches Schwanken der Aggression deutlich wird. Solche ♂♂ spielen zunächst beißgehemmt mit dem Pfleger. Im Vorfrühling greifen sie zunächst meist Fremde und später auch den Pfleger an, wobei sie auch in der

arttypischen Weise (Zurücklegen der Ohren, Zähnewetzen, Schwanzwedeln) drohen und heftig beißen (EIBL-EIBESFELDT 1951). Man beobachtet im Frühjahr oft Wutverhalten ohne erkennbaren äußeren Anlaß: das ruhig dasitzende Eichhörnchen legt plötzlich die Ohren zurück und wetzt die Nagezähne.

Diese endogen (wohl hormonal) aktivierte Aggressivität legt sich nach dem Ende der Paarungszeit. Den Sommer und Winter über spielt so ein ♂ dann wieder beißgehemmt wie zuvor. Der Pfleger ist keinen Angriffen ausgesetzt, wenn er dem ♂ Gelegenheit gibt, mit seinesgleichen zu kämpfen.

Isoliert aufgezogene Hamster verteidigen ihren Wohnkäfig ebenfalls gegen jeden fremden Artgenossen in der arttypischen Weise (EIBL-EIBESFELDT 1953 a). Ein zahmer, isoliert aufgezogener männlicher Dachs wurde mit zunehmendem Alter gegen seinen Pfleger aggressiv, obgleich dieser zuvor Elternkumpen war (EIBL-EIBESFELDT 1950 b). BRÜCKNERS (1953) isoliert aufgezogene Hühnerküken griffen fremde Artgenossen an.

LACK (1943) hat gezeigt, daß männliche Rortkehlchen blindlings ein Büschel roter Federn angreifen. Blaukehlchen reagieren in ähnlicher Weise auf blaue Federn (PEIPONEN 1960). TINBERGENS (1952) Stihlinge bekämpften einfachste Attrappen, solange sie nur unten rot waren. NOBLES u. BRADLEYS (1933) Zaunleguan-♂ bekämpften ein ♀ mit blau bemaltem Bauch, während sie ♂, deren blaue Unterseite grau übermalt war, anbalzten. Es können also unter Umständen sehr einfache Schlüsselreize das Kämpfen auslösen.

V. HOLST und V. SAINT PAUL (1960) konnten mit einer verfeinerten Technik der Hirnreizung nicht nur die Bewegungsweise des Angreifens auslösen, sondern offensichtlich den gesamten aggressiven Drang aktivieren. Die zentral gereizten Hühner kämpften nämlich nicht blindlings darauf los, sondern suchten in echtem Appetenzverhalten nach den auslösenden Reizen, die es auch normalerweise erlauben, die Kampferregung abzureagieren.

Die Beobachtungen und Versuche beweisen, daß die Aggression angeboren ist. Die Bereitschaft anzugreifen und zu kämpfen, wenn bestimmte auslösende Reize wahrgenommen werden, ist den untersuchten Tieren ebenso angeboren wie eine Reihe spezifischer Drohgebärden und Kampfweisen. Erfahrungen fördern oder unterdrücken aggressives Verhalten zweifellos (SCOTT 1958, KUO 1960). Im vertrauten Gebiet ist es verstärkt, Bekanntheit mit einem Artgenossen kann es dagegen unterdrücken. Das hilft allerdings nicht bei allen Arten. Hamstergeschwister bleiben nur wenige Wochen verträglich, dann beginnen sie zu raufen, und wenn man sie nicht trennt, bringen sie sich schließlich um (EIBL-EIBESFELDT 1953 a).

Da die Aggression sich in erster Linie gegen den fremden Artgenossen richtet, kann Erziehung wohl steuern. Wir wissen aus der Geschichte, daß die sich zusammengehörig fühlenden Menschengruppen über die Sippen, Dorf-, Stammes- und Volksgemeinschaften allmählich hinauswuchsen. Das Zusammengehörigkeitsgefühl beruht auf Erziehung, und es ist sicherlich möglich, ein Gefühl der Verbundenheit in allen Menschen zu wecken. Dann kann sich unsere Aggression auf abstrakte Ziele richten und so als nützlicher Motor wirken.

Sicher falsch ist die verbreitete Ansicht, die innerartliche Aggression im Tierreich sei immer destruktiv und unnötig. Die Turnierkämpfe (S. 723) beweisen, daß die Vernichtung des Gegners keineswegs ihr Ziel ist. Wirbeltiere, die ihresgleichen regelmäßig beim Revier- oder Rivalenkampf töten, sind uns nicht bekannt, den Menschen ausgenommen, dessen angeborene Tötungshemmungen von der Waffentechnik überrundet wurden (LORENZ 1942).

4. Das Beutefangverhalten von Iltis (*Putorius putorius* L.) und Wiesel (*Mustela nivalis* L.)

a) Allgemeine Vorbemerkungen

In einer oft zitierten Arbeit berichtet KUO (1930) über das Beutefangen von Katzen; 20 Tiere hatte er vom Zeitpunkt des Abstillens isoliert, 21 blieben bei der Mutter und sahen ihr beim Beutefangen zu, durften aber keine Beute schlagen, und 18 isolierte Katzen wuchsen mit einer Ratte auf. Als er den erwachsenen Katzen Ratten anbot, töteten 9 Katzen der ersten Gruppe (25 %), 18 der zweiten Gruppe (85 %), und nur 3 der letzten, und zwar nur Ratten, die sie nicht kannten. Die mit ihnen aufgezogene Ratte putzten und verteidigten sie.

Folglich beeinflussen Erfahrungen das Beutefangverhalten einer Katze entscheidend. KUO geht jedoch mit seinen Schlußfolgerungen zu weit, wenn er behauptet, das Instinktkonzept hätte sich hiermit als wertlos erwiesen, der

Körperbau allein erkläre, weshalb sich eine Katze wie eine Katze verhalte und nicht wie ein Affe; man braucht nicht zusätzlich Instinkte anzunehmen, die auf besonderen Strukturen des Zentralnervensystems beruhen. "The behavior of an organism is a passive affair. How an animal or a man will behave in a given situation depends on how it has been brought up and how it is stimulated" (Kuo, S. 37).

Sicherlich ist das Beutefangen nicht in seiner Ganzheit angeboren, aber ebensowenig gänzlich erlernt. Wir werden daher wie eingangs ausgeführt (S. 708), nach Erbkoordinationen, angeborenen Auslösemechanismen und speziellen Lerndispositionen suchen, um so phylogenetisch angepaßtes von erwerbangepaßtem Verhalten zu unterscheiden. Wir untersuchten dazu Iltisse und Wiesel.

b) Das Beutefangen des Iltis

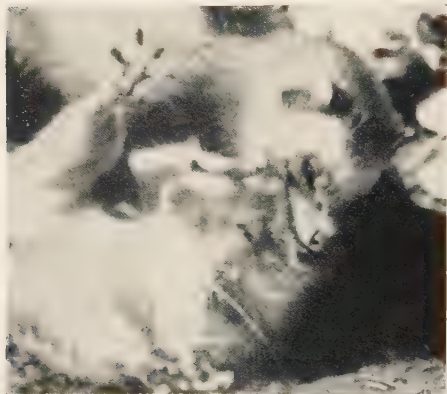


Abb. 12: Iltis tötet eine Ratte durch Nackenbiß (aus dem wiss. Film E 106, EIBL-EIBESFELDT 1956). Aufnahme H. SIELMANN

Jeder erwachsene Iltis packt wehrhafte Beute gezielt im Nacken oder Hinterhaupt (Ergreifen). Flüchtet sie, dann wird sie verfolgt und auch an einer anderen Körperstelle ergriffen. Aber gleich nach dem Zubiß verbessert der Iltis seinen Griff. Hat er sie am Nacken (Abb. 12), dann schüttelt er sie kräftig (Totschütteln) und wirft sie oft nach dem Zubiß auf den Rücken (Umwerten). Er tötet die Beute durch rasch wiederholte Bisse in die gleiche Stelle, ohne dabei ganz auszulassen, so daß die Zähne schnell tiefer dringen (Nachbeißen) (GOETHE 1940, HERTER 1953, WÜSTHUBE 1960, EIBL-EIBESFELDT 1956 a, b).

Junge Iltisse oder Wiesel fassen ihre Beute nicht im Nacken. Im Alter von drei Monaten jedoch können sie es. Nach GOETHE (1940), HERTER (1953) und WÜSTHUBE (1960) reift das Beutefangverhalten in seiner Ganzheit heran. Auch der Nackenbiß soll angeboren sein.

In den vergangenen Jahren zogen wir insgesamt 67 Iltisse beiderlei Geschlechts so auf, daß sie bis zur Prüfung keine lebende Beute bekamen. Wohl aber fraßen sie Fleisch zur mit Vitaminen angereicherten Milch, 26 dieser Iltisse isolierten wir kurz vor dem Augenöffnen im Alter von vier Wochen von Eltern und Geschwistern; 9 wuchsen ohne Beisein der Mutter mit ihren Geschwistern auf und 32 mit ihrer Mutter, die jedoch nichts in Gegenwart der Jungen töten durfte.

6 Tiere der ersten Gruppe bekamen als erste Beute im Alter von 5–6 Monaten, 15 im Alter von 10 Monaten lebende Ratten, und 5 Iltisse erhielten mit zwei Jahren lebende Hühnerküken. Die Iltisse beschnüffelten und betatzten die ruhig sitzende Ratte. Manche beleckten sie auch und bissen vorsichtig hinein. Erst wenn die Ratte sich bewegte und vor allem, wenn sie davonlief, griffen sie an, dagegen flohen sie vor einer heranlaufenden Ratte. Die fliehende Beute packten sie an der nächsten Stelle, wie Schwanz, Schulter, Bauch oder Hinterbein und verbesserten nicht nach Art der Erfahrenen ihren Griff, sondern schüttelten die Ratte, wenn sie sich durch Bisse und Drohlauten wehrte, und ließen sie wieder los. Wehrte sich die Ratte nicht, dann wurde sie so wie gepackt davongetragen. In unserem Film sieht man z. B., wie ein Iltis eine unversehrte Ratte am Schwanz davonträgt (EIBL-EIBESFELDT 1956 b). Auffällig ist die oft beobachtete Beißhemmung unerfahrener Iltisse, die ihre Beute mitunter so packten, daß sie nicht weiter beschädigt wurde. Dabei muckerten viele, eine Lautäußerung der sozialen Kontaktbereitschaft (S. 731). Offenbar löste die Ratte bei den isolierten Tieren manchmal auch soziales Verhalten aus.

Zum Teil erklärt sich die Beißhemmung wohl auch als Furcht. Die Iltisse erschrecken leicht, wenn eine Ratte kreischte, und prallten dann zurück. Sich wehrende Ratten versuchten sie durch schnelles Trommeln und Scharren mit den Vorderbeinen zur Flucht zu bewegen. So scharren sie auch auf anderen Beutetieren, in die sie aus irgendeinem Grund nicht beißen mögen, z. B. an Fröschen oder Kreuzottern.

Hatten die unerfahrenen Iltisse fest zugebissen, dann schüttelten sie die Ratten ganz so wie erfahrene, warfen sie auf den Rücken, und auch das typische Nachbeißen folgte. ♂♂ und ♀♀ verhielten sich darin gleich.

Das Verhalten der Ratte bestimmte weitgehend den Verlauf der Jagd. Flüchtete sie, dann konnte der Iltis sie leichter fassen und abwürgen. Stellte sie sich dagegen in eine Käfigecke, dann gelang ihm das nur schwer.

Die Iltisse lernten im allgemeinen schnell, daß die Ratte wehrlos war, wenn sie im Nacken gepackt wurde, und sie kamen so auf die Technik des Nackenbisses. Aber nicht alle lernten gleich gut. Die 6 im Alter von fünf Monaten geprüften Iltisse waren erfolgreicher als jene, die erst mit zehn Monaten ihre erste Beute bekamen. Alle 6 der ersten Gruppe griffen die erste Ratte an, und 5 töteten sie. Ein ♀ wurde von der Ratte in die Nase gebissen und mied sie daraufhin mit allen Anzeichen der Furcht. Nach drei Tagen tötete es auch die bis dahin im Käfig geduldete Ratte und war von da ab ein guter Jäger. Um die Orientierung des Tötungsbisses nach dem Nacken des Opfers zu erlernen, mußte ein Iltis 4—6 Ratten töten, je eine an aufeinanderfolgenden Tagen. Einer lernte es schon beim erstenmal. Er tötete die erste Beute nach nur drei Angriffen innerhalb von 20 Sek. durch Nackenbiß.

Die 15 zehn Monate alten Iltisse waren weniger erfolgreich. Nur 9 griffen die Ratte wirklich an; 4 zeigten Intentionen dazu, ließen aber von ihr ab, als sie sich wehrte, oder begannen mit ihr zu spielen. Einer spielte von Anfang mit der Beute, und einer wich ihr aus.

Von den 9 heftig angreifenden Iltissen töteten nur 4 die Ratte. Die übrigen wurden durch deren Abwehrkreischen und zwei durch Bisse erfolgreich abgewiesen, wobei sie muckerten oder durch Fauchen drohten. Wir ließen die überlebenden Ratten bei den Iltissen. Sie bezogen nach wenigen Tagen deren Wohnkiste und bald fraßen die ungleichen Partner verträglich. Schließlich spielten sie miteinander und säuberten sich gegenseitig.

Jene Iltisse, die *erst mit zwei Jahren* kleine Hühnerküken bekamen, beschnupperten sie nur, obgleich sie vorher wiederholt mit toten Küken gefüttert worden waren. Erst als sich die Hühnchen bewegten, griffen 3 Iltisse an und töteten sie mit wenigen Bissen und von da ab jedes weitere, ohne eine besondere Technik zu entwickeln. Ein Nackenbiß war bei dieser wehrlosen Beute auch nicht erforderlich.

Die anderen beiden Iltisse beschnupperten und beleckten die Küken und muckerten dabei. Als sie davonliefen, trugen sie sie ins Wohnkistchen, wo wir sie nach 5 Std. noch unversehrt herausholten. Auch an den folgenden Tagen taten die hungrigen Iltisse den Hühnchen nichts. Am 4. Versuchstage ließen wir sie über Nacht im Käfig. Am anderen Morgen hatte ein Iltis sein Hühnchen getötet und teilweise verzehrt. Von da ab tötete er zugesetzte Küken, anfangs nur wenn er hungrig war, später regelmäßiger. Der andere brachte sein Küken in der folgenden Nacht um. Keiner der fünf zweijährigen Iltisse tötete eine zugesetzte weiße Ratte. Sie duldeten sie im gleichen Nest und forderten sie muckernd zu Spielbalgereien auf, was die Ratten schließlich auch zuließen.

Jene 9 Iltisse, die mit ihren Geschwistern, und jene 32, die auch mit ihrer Mutter aufwuchsen, aber nie lebende Beute bekommen hatten, waren geschickter als ihre isoliert aufgewachsenen Artgenossen. Sie mußten zwar ebenfalls dazulernen, kamen aber schneller zum Ziel. Sie alle griffen die erste Ratte, ohne zu muckern, heftig an und — mit Ausnahme der 3 Iltisse, die von ihr gebissen wurden — töteten sie die erste Beute in durchschnittlich 99 Sek. Von jenen obenerwähnten 21 isoliert aufgezogenen Iltissen, die Ratten bekamen, griffen nur 15 heftig an, und nur 9 von diesen töteten sie nach durchschnittlich

236 Sek. — Wegen des schnellen Bewegungsablaufes konnten wir den Ort des ersten Zubisses nur bei 18 der mit Geschwistern aufgezogenen und 13 der isoliert aufgewachsenen Itlissen feststellen. Von ersteren faßten 7 die Ratte im Nacken, 7 in der Rückenmitte und 4 am Körperende, von letzteren dagegen nur einer am Kopf, 5 in der Rückenmitte und 7 am Körperende, das bei den flüchtenden Ratten auch leichter zu fassen ist. Daß die mit Geschwistern aufgezogenen von vornherein die Nackenregion der Beute zu ergreifen versuchen, dürfte daraus hervorgehen. Offenbar haben die Tiere beim Spielen mit dem Artgenossen Erfahrungen gesammelt, die ihnen beim späteren Beutefangen zugute kommen.

Die Bewegungen des Beutefangens: Beißen, Umwerfen der Beute, Totschütteln und Nachbeißen sind den Itlissen als Erbkoordinationen gegeben. Aber ihre Aufeinanderfolge regelt sich über Außenreize, wobei der Ablauf einer Erbkoordination die auslösende Reizsituation ändert und damit das nächste Verhaltensglied aktiviert. Ein Weiterlaufen der einmal aktivierten Kette bei Ausbleiben eines Reizes, wie wir es beim futterversteckenden Eichhörnchen beobachten, sieht man hier nicht. — Nie hat einer nach verfehltem Zuschnappen ins Leere totgeschüttelt. — Auch kann der Itlis situationsgemäß, etwa mit dem Fressen beginnen, ohne vorher zu schütteln.

Der unerfahrene Itlis verfolgt Fliehendes angeborenermaßen und lernt erst später auch Ruhendes als Beute zu erkennen. Die Orientierung des Tötungsbisses lernt er nur dann, wenn die Beute wehrhaft ist. Ähnlich wie beim Nüsseöffnen (S. 719) die Struktur der Nuß das Lernen des Eichhörnchens leitet, wird hier die Aktivität des Itlisses vom Verhalten der Beute gelenkt. Er wird Flüchtendes anfangs fast immer irgendwo am Rücken oder Ende zu fassen bekommen, braucht sich aber nur die Körperlängsachse der Ratte entlang zu beißen, um leicht zu töten. Beißt er zu weit hinten, läuft er Gefahr, selbst gebissen zu werden.

Daß Itlisse im Spiel mit Artgenossen Erfahrungen sammeln, die später beim Beutefangen nützen, hat WÜSTEHUBE (1960) nicht beachtet. Aus Versuchen mit 5 spielerfahrenen Itlissen, die Mäuse durch Nackenbiß töteten, schloß sie, der Nackenbiß sei angeboren. Von zwei isoliert aufgezogenen Tieren tötete allerdings nur einer so geschickt. Hätte sie außerdem mit wehrhaften Ratten experimentiert, hätte sie sicher auch gesehen, daß selbst die Spielerfahrenen noch manches dazulernen müssen.

Das schlechtere Lernen älterer Itlisse erklärt sich vielleicht aus deren stärkerem Bedürfnis nach einem sozialen Kumpan, wozu paßt, daß sie bereits bei der ersten Begegnung muckerten, beißgehemmt waren und bisweilen auch zum Spiel auffordernd umhersprangen.

c) Das Beutefangen eines unerfahrenen Mauswiesels

Die Wiesel sind Augentiere und gewandte Jäger (SCHMIDT 1954). Immer wieder bauen sie Männchen und schauen in die Runde, was jagende Itlisse nur selten tun. Erfahrene Wiesel töten Mäuse und Ratten durch Nackenbiß. Mauswiesel springen dazu größeren Nagern auf den Rücken und klammern sich mit Armen und Beinen fest (Abb. 13 a). Vier zusammen aufgezogene große Wiesel töteten mit drei Monaten ihre erste Ratte durch gezielten Nackenbiß. Zu spät kamen wir bei Itlissen darauf, daß sie im Spiel dazulernen. Ich habe seither keine Wiesel bekommen. Wohl aber überließ mir das Ehepaar Dr. W. ISSEL ein Mauswiesel-♀, das sie vom Säuglingsalter aufgezogen hatten und das noch keine Beute getötet hatte. Wir filmten es, als es mit sechs Monaten seine erste Maus tötete (EIBL-EIBESFELDT 1956 c). Es packte sie sogleich im Nacken und trug sie in eine Ecke; dort entkam die Beute. Im Laufe der Verfolgung wurde sie am Körperende, danach in der Rückenmitte, am Körper-



Abb. 13: a) Mauswiesel tötet eine Maus durch Nackenbiß (oben), b) unerfahrenes Tier beißt Maus in den Rücken (Zeichnungen von H. Kacher nach Aufnahmen aus dem wiss. Film E 133, EIBL-EIBESFELDT 1956 c)

Das Mauswiesel war zwar von Anbeginn geschickter als die Iltisse, mußte aber ebenfalls das bessere Zielen erlernen.

5. Das Paarungsverhalten

a) Versuche an Nagern

Über die Ontogenese des Paarungsverhaltens der Wanderratte berichteten u. a. BEACH (1942 a, 1942 b, 1947), STONE (1922, 1926), KAGAN u. BEACH (1953) und LARSSON (1956, 1959). Das ♂ folgt dem ♀ und reitet von hinten her auf. Mit den Vorderbeinen umklammert und reibt es deren Lenden. Das ♀ antwortet durch lordotisches Durchkrümmen des Rückens und Hochheben des Schwanzes. Das tun auch isoliert aufgezogene, wenn man über ihren Rücken streicht (BEACH 1947, STONE 1926). Auch unsere 51 ♀♀, die ich vor dem Nestbautest (S. 735) verpaarte, verhielten sich so.

Ein durchaus normales Paarungsverhalten beobachtet man auch bei einzeln aufgezogenen ♂♂ (BEACH 1942 a, 1958, KAGAN u. BEACH 1953). Sie laufen sogleich auf brünstige Weibchen zu, reiten auf, und meist gelingt die Paarung. LARSSONS (1959) erfahrene Ratten ejakulierten in einer Std. öfter als unerfahrene, die länger bis zum Wiedererwachen der Paarungsbereitschaft brauchten. Nach BEACH (1942) ritten 3 seiner 15 unerfahrenen Ratten anfangs nicht von der richtigen Seite auf. Offenbar wird bei der Orientierung dazu gelernt.

Jene 28 Ratten-♂♂, die wir kämpfen ließen (S. 726), verpaarten wir danach mit brünstigen ♀♀. Die ♂♂ waren sofort sprungbereit, und die meisten paarten sich erfolgreich. Nur 5 ritten falsch orientiert auf, lernten aber schnell das richtige Verhalten. Falsch orientiertes Aufreiten beobachteten wir auch an unerfahrenen Hamster-♂♂ (EIBL-EIBESFELDT 1953 a) und VALENSTEIN, RISS u. YOUNG (1955) bei Meerschweinchen, die im übrigen das artspezifische Paarungsverhalten zeigen. Von 17 einzeln aufgewachsenen intromittierte und ejakulierte allerdings nur eins, während von 19 erfahrenen 16 erfolgreich waren.

BEACHS (1942 b) Ratten begatteten nie Meerschweinchen, Jungkaninchen oder nichtbrünstige Ratten-♀♀. Das versuchten sie nur, wenn man sie zuvor mit brünstigen ♀♀ zusammen gesetzt hatte. Unerfahrene Meerschweinchen-♂♂ reiten dagegen auf nichtbrünstige Weibchen auf und lernen erst aus deren abweisendem Verhalten, solche zu meiden (LOUTTIT 1929 a, 1929 b). DIETERLENS (1959) isoliert aufgezogene Goldhamster zeigten ein arttypisches Geschlechtsverhalten.

b) Das Paarungsverhalten der Iltisse

Erwachsene Iltis-♂♂ packen ein brünstiges ♀ nach kurzem Beschnupern ohne weiteres Zeremoniell im Nacken und schleppen es zum nächsten Unterschlupf. Dabei muckern beide, eine von GOETHE (1940) beschriebene Lautäußerung der sozialen Kontaktbereitschaft. Sie läuft willig mit, wehrt sich aber, wenn er einmal eine andere Körperstelle packt. Daraufhin verbessert er den

ende, am Nacken, in der Rückenmitte und noch zweimal am Körperende gepackt (b). Dabei wurde das Wiesel zuletzt gebissen, ließ los, griff nach dem Nacken der Maus und biß sie tot.

Die unmittelbar danach gebotene zweite und dritte Maus tötete es zielsicher durch Nackenbiß, die vierte erst beim zweiten Ansprung, nach Fehlgriff in die Körpermitte.

Nach siebenwöchiger Pause packte das gleiche Wiesel eine zuerst gebotene Ratte in der Rückenmitte und gleich danach im Nacken. Eine zweite tötete es durch Nackenbiß.

Griff. Sie kann ihn zum Nackenbiß einladen, indem sie sich mit gesenktem Kopf vor ihm aufstellt. Während der bis zu etwa 90 Min. dauernden Vereinigung hält er die Fähe im Nacken fest (Abb. 14); weitere Einzelheiten bei EIBL-EIBESFELDT (1956 a).



Abb. 14 a, b: Der Nackenbiß des Iltisrücken bei der Paarung

9 zur Zeit des Augenöffnens isolierte und 3 mit Geschwistern aufgezogene ♂♂ beschnupperten mit 10 bis 11 Monaten sogleich das brünstige ♀ muckernd und packten es. Die drei mit Geschwistern aufgewachsenen ♂♂ ergriffen ziel-sicher den Nacken. Von den isoliert aufgezogenen waren dagegen nur drei so geschickt. Die anderen packten das ♀ meist über der Schwanzwurzel, was Abwehr auslöste. Dann griffen sie neuerlich zu und nach wenigen Versuchen hielten sie ihr ♀ richtig. Nur ein bereits zwei Jahre alter versagte ganz. Er hielt das sich wehrende ♀ weiterhin falsch und schüttelte es zuletzt heftig. Er lernte es nie.

Wir hatten beobachtet, daß spielende Iltisse einander oft im Nacken packen, was den Spielpartner immobilisiert. Solche Erfahrung könnte den ♂♂ später zugute kommen und die größere Geschicklichkeit der drei Spielerfahrenen erklären. Wir isolierten weitere 7 ♂♂, nachdem wir sie bis zwei Monate nach dem Augenöffnen mit den Geschwistern spielen ließen. Sie alle ergriffen im folgenden Frühjahr ein brünstiges ♀ ohne zu zögern im Nacken.

5 isoliert aufgezogene ♀♀, die nicht mit Geschwistern gespielt hatten, liefen, wenn brünstig, muckernd zum eingesetzten Rüden, wehrten sich aber heftiger als erfahrene es tun, wenn er sie falsch packte. Mit solchen ♀♀ hatten unerfahrene ♂♂ größere Schwierigkeiten. Erfahrene Rüden packten sie dagegen fest im Nacken, und dann hörte die Gegenwehr auf.

Ähnlich wie beim Beutefangen stehen dem Iltis die Bewegungen des Paarungsverhaltens als Werkzeuge zur Verfügung, und er erkennt auch angeborenermaßen die auslösende Reizsituation. Nur die Orientierung des Nackenbisses muß er lernen. Das geschieht normalerweise im Spiel. Für den Fall, daß ein Rüde das versäumte, kann er, gewissermaßen als doppelte Sicherung, bei der ersten Paarung das richtige Verhalten nachlernen. Auch Rhesus-Affen lernen erfolgreiches Aufreiten im Spiel (HARLOW 1962).

6. Das Duftmarkieren des Aguti

Viele Säuger grenzen ihr Revier durch Duftmarken ab. Marder und Dachs markieren bestimmte Geländepunkte mit dem Sekret ihrer Analdrüsen, Hamster mit ihren Flankendrüsen (EIBL-EIBESFELDT 1950 b, 1953 a, GOETHE 1938, FRANK 1940). Ratten und Hausmäuse harnen tropfenweise beim Umherlaufen und legen so Duftspuren. Galagos harnen in die Handflächen und verreiben das auf die Fußsohlen (EIBL-EIBESFELDT 1950 a, 1953 b). An den Duftmarken orientiert sich das Tier, und sie helfen ihm, Revierfremde abzuweisen (HEDIGER 1949).

Mein allein aufgezogener Dachs markierte mit 4 Monaten in der arttypischen Weise, ebenso 8 isoliert aufgewachsene ♂♂ des europäischen Hamsters. 4 von der Geburt an isolierte Aguti-♂♂ duftmarkierten mit vier Wochen. Sie drückten ihre Analregion fest gegen die Unterlage und hinterließen deutliche Sekretspuren.

Die gleichen Agutis zeigten auch mit 2 Monaten das **Harnspritzen**: Sie erhoben sich auf die Hinterbeine, liefen dem Pfleger einige Schritte entgegen und bespritzten ihn gezielt mit Harn bei voller Erektion. Die komplizierte Verhaltensweise wird sicher nicht durch Selbstdressur erworben. Sie war bei allen Tieren von einem Tag auf den anderen da, ist also sicher eine Erbkoordination. Sie dient normalerweise dazu, das ♀ zu markieren. Setzte man sie zu ihresgleichen, so duftmarkierten sie den Pfleger bald nicht mehr und ritten auch nicht mehr auf seine Hand auf.

7. Das Nestbauverhalten

Nestbauverhalten der Wanderratte

a) Erfahrene Tiere:

Die Wanderratte gräbt im einfachsten Falle einen schräg in den Boden führenden Gang mit erweiterter Endkammer. Mit den Vorderbeinen abwechselnd, scharrt sie Erde vor der Schnauze unter den Bauch (**Scharren**), tritt mit den Hinterbeinen über den sich ansammelnden Erdhaufen und schiebt ihn mit kräftigen Fußstößen nach hinten (**Auswerfen**). Ist der Gang tiefer, dann macht sie kehrt und schiebt die Erde abwechselnd mit den Vorderbeinen stoßend vor sich her aus dem Gang (**Schieben**). Dabei erscheint ihr Kopf im Bauengang und sichert, was LÖHRL (1938) auch bei der Waldmaus beobachtete.

Ist der Bau gegraben, dann holt die Ratte wärmeisolierende Stoffe mit den Zähnen heim und verbaut sie im Wohnkessel. Schlafnester werden nach KOLLER (1955) von beiden Geschlechtern angelegt, wenn es kalt ist (KINDER 1927), Brutnester nur von trächtigen ♀♀ auch bei Wärme (WIESNER u. SHEARD 1933, KOLLER 1955). Hausmäuse verbrauchen dabei etwa drei-viermal so viel Genist wie zum Schlafnest. Progesteron steigert die Nestbauaktivität (KOLLER 1955); nach dem Werfen fördert die Anwesenheit der Jungen. BENIEST-NOIROT (1962) brachte jungfräuliche Mäuse durch Unterschieben Neugeborener zum Nestbauen.

Halme packt die Ratte mit den Nagezähnen und hebt sie auf (**Ergreifen**). Festgewachsene nagt sie ab. Meist trägt sie sie gebündelt zum Nest (**Eintragen**) und legt sie dort ab (**Ablegen**), vor allem, wenn sie bereits einiges zusammengetragen hat. Durch abwechselndes Stoßen mit den Vorderbeinen, ähnlich dem Hinausschieben von Erde beim Graben, und mit der Schnauze schiebt sie die Neststoffe auf einen Haufen. Verstreut Liegendes trägt sie herbei. Oft scharrt sie es zum Nestplatz.

Mitten im Haufen dreht sie sich wiederholt auf der Stelle im Kreis (**Ausmülden**), scharrt das Genist mit den Pfoten zur Seite und drückt es schließlich mit den Vorderbeinen stoßend fest (**Tapézieren**). So entsteht ein ringförmiger Nestwall. Über diesen hinweggreifend holt die Ratte außerhalb Liegendes mit dem Maul herbei (**Zurücklegen**) (Abb. 15 a). Sie kann es auch mit einem oder beiden Vorderbeinen, mit einer dem Scharren ähnlichen, doch langsameren Bewegung **einholen** (b). Das Abgelegte stößt sie mit Vorderbeinen und Schnauze fest.

Grobes Genist hält sie mit beiden Händen vors Maul und spaltet es mit den Nagezähnen (**Zerspleißen**) (Abb. 16). So werden selbst Holzstücke zu Holzwolle verarbeitet (EIBL-EIBESFELDT 1958 b). Bei kaltem Wetter zieht die Ratte Streifen aus dem Nestwall und deckt sich damit zu. Durch häufige Wiederholung wird die zunächst lose Decke dichter und

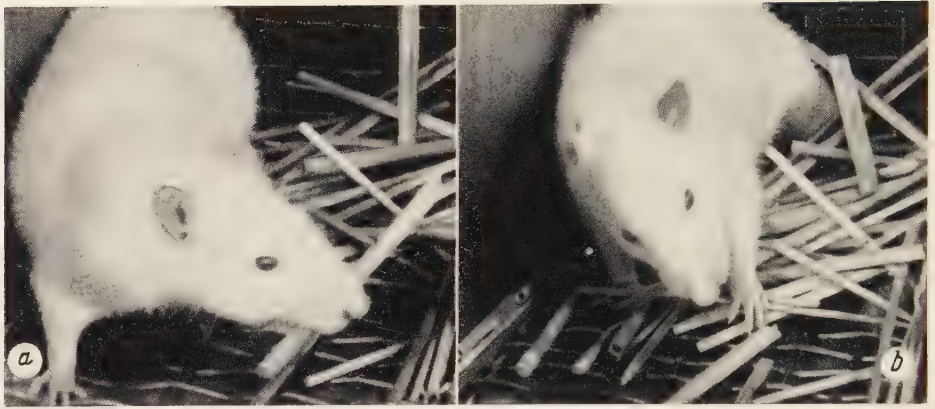


Abb. 15: a) Zurücklegen der nestbauenden Ratte, b) „Einholen“ der nestbauenden Ratte (aus dem wiss. Film B 757, EIBL-EIBESFELDT 1958 b)

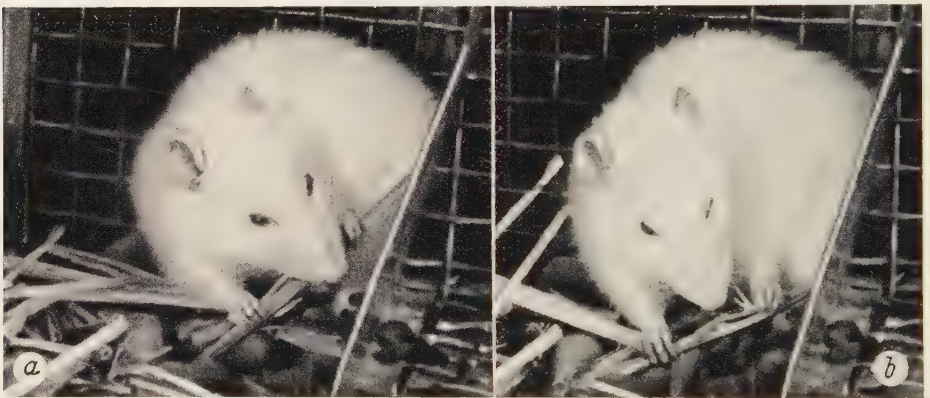


Abb. 16 a, b: „Zerspleißen“ von Strohhalmen (aus dem wiss. Film B 757, EIBL-EIBESFELDT 1958 b)

durch Feststopfen von Streifenenden und durch Tapezieren verflochten. Jede dieser eben beschriebenen Verhaltensweisen ist aus kleineren funktionellen Einheiten zusammengesetzt: das Zerspleißen z. B. aus Hochheben und Festhalten mit der Hand, Beißen in den Halm, ruckartiges Hochreißen des Kopfes und Fallenlassen (s. Erörterung S. 744).

Die Bewegungskoordinationen des Grabens und Eintragens folgen einander in einer relativ strengen Ordnung. Scharren, Ausmulden, Einholen, Zurücklegen, Tapezieren und Zerspleißen können sich dagegen in bunter Folge ablösen. Hartes Stroh zerspleißt die Ratte bald nach dem Eintragen, was sinnvoll ist, denn dann erst läßt sich der Stoff gut verbauen. Weiche Papierstreifen trägt sie dagegen gleich in größerer Zahl ein, und alle die Einzelbewegungen laufen ohne ersichtliche Ordnung ab, und erst gegen Schluß wird zersplissen und eine weiche Mulde gebildet. Von den Bewegungen der Schlafnest-Herstellung sind nur das Zurücklegen, Einholen und Ausmulden bei gleichzeitigem Tapezieren typische Nestbaubewegungen. Die übrigen Verhaltensweisen, z. B. die des Grabens, dienen auch anderen Funktionen.

Vergleichende Beobachtungen zeigen, daß andere Nager formal sehr ähnliche und z. T. wahrscheinlich homologe Bewegungsweisen besitzen (EIBL-EIBESFELDT 1958 a). Es müssen außerdem verschiedene Voraussetzungen erfüllt sein, damit überhaupt ein Nest gebaut wird: Eine Ratte oder Hausmaus muß die Umgebung vorher erkundet haben und einen festen Schlafplatz oder eine gut gedeckte Stelle als Unterschlupf kennen.

Nach BEACH (1939), KINDER (1927), LEBLOND (1937 a, 1937 b) und STURMAN-HULBE und STONE (1929) bauen auch einzeln aufgezogene Ratten

ein Nest; das Verhalten scheint angeboren. Allerdings hatten die Versuchstiere Gelegenheit durch Umgang mit festen Gegenständen das Nestbauen zu erlernen. Die Ratten von RIESS (1954), denen die Möglichkeit dazu genommen war, bauten nicht.

b) Nestbauverhalten unerfahrener Ratten

RIESS (1954) isolierte Ratten vom 21. Tag an und zog sie in Gitterkäfigen mit Pulverfutter so auf, daß sie keinerlei Gelegenheit hatten, mit festen Gegenständen umzugehen. Dann setzte er sie paarweise in einen Testkäfig, von dessen Seiten Papierstreifen herabhängen. Keine baute dort ein Nest. Wohl aber trugen sie das Papier ziellos umher und verstreuten es über den ganzen Boden. RIESS folgert, daß Ratten das Nestbauen erst lernen müßten. Wie LEHRMAN (1953) ausführt, würden sie zunächst rein zufällig die verschiedensten Gegenstände zu ihrem Schlafplatz schleppen, dabei die Erfahrung sammeln, was Wärme isoliert und was nicht, und erst auf Grund dieser Erfahrung ein Nest bauen.

Sicher hat RIESS seine Frage, ob das Nestbauen angeboren oder erlernt ist, zu einfach gestellt und aus seinen Befunden zu weite Schlüsse gezogen.

Wir trennten 12–21 Tage alte Albino-Ratten von ihrer Mutter und zogen sie in beheizten Gitterkäfigen, wie RIESS, ohne jedes Nestmaterial auf. Sie bekamen anfangs Milch aus einer Pipette, später nur Pulverfutter in einem Glas, dessen Öffnung kein gleichzeitiges Scharren mit beiden Beinen erlaubte. Wasser tranken sie aus einem Glasrohr. Da Ratten bei Mangel an Genist häufig ihren eigenen Schwanz eintragen, amputierten wir ihn. Aber im Gegen-



Abb. 17: Unerfahrenes Rattenweibchen zieht Nestmaterial aus der Raufe (aus dem wiss. Film B 757, EIBL-EIBESFELDT 1958 b)

satz zu RIESS prüften wir die Tiere schließlich in ihrem vertrauten Käfig. Bei 17–20° C im Raum boten wir ihnen Krepppapierstreifen oder Strohhalme in einer an der Käfigwand befestigten so schmalen Raufe, daß sie ihr wohl Papier entnehmen, nicht aber darin bauen konnten (Abb. 17). Ratten, denen wir Nestmaterial — wie RIESS — in einer fremden Umgebung boten, bauten lange nicht, sondern erkundeten.

Selbst hochträchtige, erfahrene ♀♀ liefen im fremden Käfig lange ziellos umher, ehe sie sich für einen Nestplatz entschieden und zu bauen begannen.

Wir untersuchten den Schlafnestbau von 94 jungfräulichen und 3 trächtigen, nestbauunerfahrenen ♀♀ und den Brutnestbau von 49 unerfahrenen ♀♀ unmittelbar nach dem Werfen. Sie waren beim Versuch meist 2–3 Monate alt.

Von den 94 jungfräulichen ♀♀ hatten 39 im Käfig weiter nichts als das Trink- und das Futterglas. Von ihnen bauten 9 sogleich und 4 innerhalb der ersten Stunden nach dem Einsetzen der Raufe. 20 Ratten liefen zuerst ziellos mit den Papierstreifen umher und verstreuten sie, bauten aber innerhalb von 5 Stunden. 6 ♀♀ schließlich hatten auch am nächsten Morgen noch kein Nest. Es sah so aus, als hätten die Ratten in dem unstrukturierten Käfig Schwierigkeiten, sich für einen bestimmten Nestplatz zu entscheiden. Beobachtungen an den Vortagen zeigten, daß von den 39 Tieren nur 13 einen festen Schlafplatz hatten, die anderen wechselten ihn. Alle 9 Ratten, die gleich zu bauen begannen, gehörten zur ersten Gruppe.

Um den Tieren die Nestplatzwahl zu erleichtern, teilten wir eine Ecke des Versuchskäfigs durch eine senkrechte, 10 cm hohe und 15 cm lange Blechplatte ab. Von den 55 in einem solchen Käfig geprüften Ratten bauten 45 in der ersten Stunde hinter der Blechplatte, und zwar auch solche, die dort nicht zu schlafen pflegten. 9 Ratten bauten innerhalb der ersten 5 Stunden in einer anderen Ecke, und eine baute nicht.

Von den insgesamt 94 virginellen ♀♀ bauten also 87 ein Nest; 58 begannen damit innerhalb der ersten Stunde nach dem Einsetzen der Raufe.

Das folgende Protokoll mag den Ablauf des Nestbauens eines unerfahrenen Rattenweibchen zeigen.

♀ Nr. 7/1959, geb. 1. April 1959, isoliert am 17. April, geprüft am 28. Sept. 1959.

- 16.00 Uhr Raufe mit Nestmaterial an die Käfigwand; Ratte beschnuppert sie
- 01 Zieht einen Streifen heraus, läßt ihn fallen und läuft weg.
- 02 Zieht und benagt herabhängende Streifen und springt danach im Käfig umher. Zieht wieder am Streifen und macht eine Zurücklegebewegung über die Schulter, obgleich der Streifen noch in der Raufe hängt; läßt los.
- 03 Zieht einen Streifen heraus, trägt ihn zum Schlafplatz hinter das Blech und holt zügig zwei weitere dorthin. Zieht noch einen Streifen heraus und läßt ihn fallen.
- 04 Zieht an einem Streifen, läuft weg, kommt aber gleich wieder und zieht noch dreimal vergeblich.
- 05 Zieht Streifen aus der Raufe und legt ihn am Nestplatz ab, zieht drei weitere heraus, trägt sie aber nicht ein, sondern scharrt sie mit den Vorderbeinen unter den Bauch. Drei weitere Streifen trägt sie einzeln ein und scharrt auf jedem kurz.
- 09 Zieht 2 Streifen heraus, läßt sie fallen, scharrt kurz darauf und läuft weg.
- 11 Scharrt auf einem herabhängenden Streifen. Schiebt, mit Kopf und Vorderbeinen stoßend, vor dem Nestplatz liegende Streifen hinter das Blech. Trägt ein; Zurücklegen und Einholen vom Nest aus. Zieht Streifen aus der Raufe.
- 15 Frißt, kratzt sich, läuft umher. Der halbe Käfigboden ist mit Papierstreifen bedeckt.
- 19 Kratzt sich, läuft umher.
- 20 Trinkt, kratzt sich, scharrt in den herumliegenden Streifen, Zurücklegen, Scharren, Zurücklegen (alles außerhalb des Nestes).
- 24 Zieht Streifen aus der Raufe, Scharren, Zurücklegen. Zieht an herabhängendem Streifen, Zurücklegen, Ziehen, Zurücklegen, Scharren, Zurücklegen; zernagt einen Streifen; Ziehen, springt im Käfig umher; zieht an einem Streifen, läuft weg.
- 29 Kratzt sich wiederholt; springt im Käfig umher, beschnuppert Verschiedenes und döst kurz.
- 31 Scharrt mit einem Vorderbein Nestmaterial zur Seite, legt zurück, scharrt. Zieht Streifen aus der Raufe, nagt an einem Streifen, springt im Käfig umher. Zieht an einem Streifen, trägt ihn in eine Ecke (aber nicht in die Nestecke).
- 32 Kratzt sich, frißt.
- 35 Kratzt und putzt sich, läuft umher, kratzt sich.
- 37 Scharrt im verstreuten Nestmaterial, läuft umher.
- 38 Springt umher, zieht an einem Streifen, scharrt mit einem Vorderfuß, zieht, springt hinter das Blech, läuft umher. Scharrt im Nestmaterial und trägt einen Streifen ein. Zurücklegen am Nestplatz, Nagen, Ausmulden, Einholen, Zurücklegen, Nagen, Einholen, Zurücklegen, Zurücklegen, Zerspleißen.
- 42 Einholen, Zurücklegen, Ausmulden, Scharren; zieht einen Nestmaterialstreifen unter ihrem Bauch hervor und legt ihn neben sich ab; Ausmulden.
- 45 Putzt sich im Nest. Hat fast alle herumliegenden Papierstreifen eingeholt, zerspleißt. Läuft weg, kratzt sich. Kehrt ins Nest zurück, Ausmulden, Zerspleißen. Zieht Material unter dem Bauch hervor und legt es zurück. Kratzt und putzt sich, zerspleißt. Ausmulden, Einholen, Zerspleißen.
- 50 Zerspleißt, holt dann zügig vor dem Nest liegende Streifen ein, Ausmulden. Kratzt und putzt sich, zerspleißt. Die Hälfte des Materials ist im Nest.
- 54 Putzt sich 12 Minuten lang und döst kurz.

- 17.08 Verläßt das Nest. Kratzt und streckt sich. Kehrt zweimal kurz ins Nest zurück und läuft wieder weg. Wieder ins Nest; Zurücklegen, Zerspleißen, Zurücklegen, Einholen, Zurücklegen, Ausmulden. Trägt lose umherliegende Streifen ein.
- 17.15 Zieht Streifen aus der Raufe und trägt ihn ein. Läuft weg, kratzt sich. Da bereits ein Nest gebaut ist und keine losen Streifen herumliegen, wird die Beobachtung abgebrochen.

Wie ersichtlich begann die Ratte rasch mit dem Nestbau. Bereits in der dritten Min. trug sie ein und scharrt schon in der 5. Min. auf dem Eingetragenen. Anfangs zog sie mehr aus der Raufe, als sie verbaute, und machte die Bewegungen des Zurücklegens und Scharrens auch außerhalb des Nestplatzes. Sie sprang auch viel umher, aber trotz allem lief der Vorgang auch bei dem unerfahrenen Tier recht zügig ab. In der bunten Aufeinanderfolge der Bewegungen ist eine Ordnung insofern erkennbar, als anfangs mehr eingetragen wird und die Ratte nur kurz im Nest bleibt. Von der dritten Viertelstunde an sieht man sie im Nest länger ausmulden und zerspleißen.

Alle unerfahrenen Ratten, die ein Nest bauten, taten das mit den eingangs beschriebenen Bewegungen. Sie beschnupperten und benagten zunächst die Raufe, fanden dabei die Streifen, zogen einen heraus, benagten ihn oder trugen ihn ein. Manche beschäftigten sich dann lange mit dem Streifen und zernagten ihn, andere holten gleich den nächsten oder sie balgten sich mit dem Streifen wie spielende Jungkatten.

Man gewann nicht den Eindruck, als handelten die Tiere zielstrebig. Vielmehr liefen Verhaltensweisen des Nestbauens auch dann ab, wenn sie in diesem Stadium noch keinen Sinn hatten. So drückten manche einen eben eingetragenen Streifen mit der Schnauze irgendwo gegen die Gitterwand, ließen ihn los und machten kurz die Tapezierbewegung in die Luft, als der Papierstreifen längst zu Boden gefallen war. Solches Abdichten des Käfigs geht erst dann, wenn mehr Neststoff herbeigeschafft worden ist. Andere scharrt lange auf dem ersten eingetragenen Streifen, ein Verhalten, das erst beim Muldenbauen nützt. Oft wurde das eben Zusammengetragene durch falsch angewendetes Scharren verstreut und mußte von neuem eingesammelt werden. Da die Ratte aber immer neues Material herbeischafft und die Nestbaubewegungen dauernd wiederholt, entsteht zuletzt doch ein Nest (Abb. 18).

Unerfahrene trugen mitunter sogar ins Leere ein, z. B. wenn sie vergeblich an einem in der Raufe festgeklebten Streifen gezogen hatten. Dann liefen sie schließlich ohne diesen mit erhobenem Kopf zum Nestplatz, als trügen sie wirklich etwas.



Abb. 18: Erstes Schlafnest einer unerfahrenen Ratte im Versuchskäfig

Die erfahrungslosen ♀♀ nahmen auch 10 cm lange Trinkstrohhalm zum Bauen, und zerspleißen sie schnell zu feinen Fasern (Abb. 19). Aber das soeben Zersplissene ließen sie gleich wieder fallen, unbekümmert ob es wirklich gespalten oder nur angesprengt war. Da sie es aber ständig wiederholten, wurde doch alles fein zerfasert.

3 unerfahrene ♀♀ verpaarten wir und filmten ihr Nestbauen während der Schwangerschaft. Nichtträchtige ♀♀ hören im wärmenden Lampenlicht zu bauen auf, während trächtige sich dadurch kaum stören lassen.



Abb. 19: Aus zerfaserten Strohhalmen gebautes Nest

Alle drei bauten, zwei mit Papierstreifen, eines mit Stroh. Zwei konnten sich anfangs nicht für einen bestimmten Nestplatz entscheiden. Eines lief zuerst zum Schlafplatz und legte den Streifen davor ab. Den nächsten legte sie in die Ecke gegenüber, wo sie blieb. Das andere ♀ holte das Stroh zuerst in die der Raufe zunächst liegende Käfigecke a, wechselte aber nach kurzem Bauen zum alten Schlafplatz b. Danach trug sie kurze Zeit wieder nach a ein und brachte schließlich alles nach b.

49 unerfahrenen ♀♀ boten wir erstmals Niststoff, unmittelbar nachdem

wir ihr Jungeeintragen geprüft hatten (S. 740). Alle bauten zügig, und die meisten deckten später ihre Jungen auch zu, ehe sie sie für länger verließen. Nach dem Werfen ist der Nestbautrieb besonders stark, und Ratten, die nichts anderes finden, tragen dann oft den eigenen Schwanz ein.

10 der in Gitterkäfigen aufgewachsenen Ratten boten wir erstmals lockeres Erdreich, nachdem wir ihr Nestbauen untersucht hatten. Alle gruben mit den typischen Bewegungen.

Versuche mit isoliert aufgezogenen Ratten der Wildform brachen wir ab. Sie wurden zu schreckhaft und saßen nach dem Einbringen der Raufe oft tagelang verstört in einer Ecke. Von 17 Tieren bauten nur 5 innerhalb einiger Std. ein Nest. Als ich den nichtbauenden kleine Blechgewölbe bot, bauten nur weitere drei darunter, obgleich auch die anderen unter diese Deckung flüchteten.

Wie unsere Versuche zeigen, ist der Umgang mit festen Gegenständen keineswegs eine Voraussetzung für die Entwicklung des Nestbauens der Ratte. Sie braucht nur einen Nestplatz an den sie sich gewöhnt hat oder dessen Beschaffenheit sich dazu eignet; sie muß wissen, wohin sie gerichtet eintragen soll; das hat RIESS (1954) offenbar übersehen.

Das Eintragen selbst ist eine erbangepaßte Verhaltensfolge. Die Teilakte Ergeifen, Festhalten, Nachhauselaufen und Ablegen werden nicht erst durch Lernen in eine Ordnung gebracht und laufen, einmal ausgelöst, manchmal auch ohne weitere Mithilfe von Außenreizen weiter. Natürlich aber ist das Wegziel erlernt. Jedes Einfahren einer Wegdressur zu einer Bewegungsgestalt ist ja ein Verschränken angeborener Lokomotionsweisen und Taxien mit erlernten Richtmarken. Macht man das Weglernen unmöglich, wie RIESS es tat, dann tragen die Ratten das Genist ziellos umher.

Die Nestbaubewegungen aber sind angeborene einzelne Erbkoordinationen, denn sie sind ja auch dem voll verfügbar, der keinerlei Gelegenheit zum Üben hatte. Nur ihre Ablauffolge ist nicht streng festgelegt. Bei unerfahrenen Ratten erscheinen die Bewegungen unabhängiger von einander als bei den Erfahrenen, die zügiger bauten und die Folge der einzelnen Bewegungen den jeweiligen Anforderungen des Baufortganges besser anpaßten, wiederum als Ergebnis individuellen Lernens. Es wird dabei nicht das Wie, sondern das Wann und Wo gelernt: Die Bewegungen selbst bleiben unverändert. Kann das Verhalten im Sinne der Angepaßtheit seine Funktion erfüllen, dann wirkt dieses Passen andressierend (vgl. S. 714/15). Als Beispiel für solche Instinkt-Dressur-Verschränkungen wählte LORENZ (1937, S. 295) das

Nestbauverhalten von Kolkraben und Dohlen: ihre Nestbaubewegungen sind angeboren, aber das Nestmaterial müssen sie ausprobieren. Durch Versuch und Irrtum lernen sie, nur das zu nehmen, was sich in der Nestunterlage gut verhält. Nur dann läuft das „Einzigeln“ richtig ab und endet, sowie das Aststück fest ist, vermutlich unter dem Empfinden einer Befriedigung.

So scharrt auch eine unerfahrene Ratte nur kurz auf dem Gitterboden oder tapeziert nur kurz ins Leere, dagegen „ins Reine“, wenn wirklich etwas zum Scharren oder Tapezieren da ist. Der Bewegungserfolg wird wahrgenommen. Das genügt, um eine Ordnung der Bewegungsfolge anzulernen. Eine angeborene Ordnung der Ablauffolge ist nur angedeutet. Wie erwähnt überwiegt anfangs das Eintragen, dann das Tapezieren, Ausmulden, Einholen und Zurücklegen und zuletzt das Zerspleißen. Aber es kann auch anderes ablaufen, wenn wir z. B. Stroh bieten. Dieser Mangel einer strengen Ordnung bedeutet einen Gewinn an individueller Anpassungsfähigkeit. Daher können Ratten unter den verschiedensten Bedingungen nisten.

c) Das Bündeln des Eichhörnchens

Die meisten Nestbaubewegungen des Eichhörnchens ähneln denen anderer Nager weitgehend (EIBL-EIBESFELDT 1958 a), bis auf das dem Baumleben angepaßte Bündeln: Das kleine Bündel Genist hindert nicht beim Klettern. Es

wird mit dem Maul aufgenommen, die Vorderbeine stopfen nach. Das Eichhörnchen hebt die Hände bis über die Augen und streift am Nestmaterial herab. Unten ergreifen sie es und drücken es gegen den zufassenden Mund. Loses wird abgestreift und Wegstehendes herabgezogen, es entsteht ein rundes Bündel (Abb. 20). Beim Abstreifen drücken die Arme ein- bis zweimal fest dagegen. Das Bündeln setzt sich also aus vier miteinander verschmolzenen Bewegungen zusammen: Abstreifen, Herandrücken, Nachstopfen und Zufassen mit den Zähnen. Einzelne dieser Bewegungen sieht man auch bei anderen Nagern, Abstreifen und Nachstopfen z. B. bei Rötelmäusen.



Abb. 20: Eichhörnchen mit Niststoffbündel

7 ♀♀ und 9 ♂♂, die von ihrem 30. Tag an isoliert in Gitterkäfigen aufwuchsen und dort nur flüssige und breiige Nahrung bekamen, bündelten erstmalig im Alter von drei Monaten gebotene

Niststoffe. Sie versuchten sie zuerst zu verschleppen. Als sie sich verhedderten, bündelten sie sie, was zu lernen sie keine Gelegenheit gehabt hatten. Die Erbkoordination Bündeln wird offenbar ausgelöst, wenn im Maul Getragenes beim Laufen und Klettern hindert. Erfahrene warten das erst gar nicht ab, sondern bündeln gleich beim Aufnehmen.

8. Das Jungebergen und Jungeverlagern der Wanderratte

Außerhalb des Nestes liegende Nesthockerjunge werden eingetragen. Artsspezifische „Rufe des Verlassenseins“ alarmieren die Mutter. Junge Wanderratten, Hamster und Mäuse fiepen für uns kaum hörbar, Feld-, Wald- und Hausmäuse bis hinauf zu 80 kHz. Eichhörnchen pfeifen laut, und Iltisse maunzen ähnlich jungen Katzen.

Wanderratten und Eichhörnchen verlagern ihre Jungen in ein Reservenest, wenn man sie am Nestort stört.

Zum Transport packt die Rattenmutter das Junge mit den Nagezähnen an der nächstbesten Körperstelle und trägt es ins Nest (Abb. 21) (CAUSEY u. WATERS 1936). Katzen und Iltisse ergreifen ihre Jungen dagegen im Nacken oder am Kopfe (LEYHAUSEN 1956). Das so getragene Junge hält still; nur, wenn es z. B. an einem Fuße oder an der Schnauze gehalten wird, strampelt und piepst es. Die Mutter läßt dann oft los und greift besser zu.

Ein stummes Junges wird nur zufällig gefunden. Über weitere das Eintragen auslösende Schlüsselreize vgl. BEACH und JAYNES (1956). Selbst artfremde Junge werden, solange sie saugen, mitunter adoptiert. Manche Ratten tragen aber nur ihre eigenen Jungen ein, andere wieder nur solche im Alter des eigenen Wurfs (WIESNER u. SHEARD 1933). Junge der ersten beiden Lebenswochen lösen wohl durch ihre Rufe und den typischen Säuglingsgeruch das Eintragen besser aus als ältere (EIBL-EIBESFELDT 1958 a).

Unmittelbar nach dem Werfen sind die ♀♀ besonders eintragebereit. Manchmal tragen sie sogar erwachsene Ratten ein (WIESNER u. SHEARD 1933). Nach ein bis zwei Tagen nehmen die meisten nur mehr kleine Junge an. Der Bergetrieb erlischt, wenn die Brut 21 bis 26 Tage alt ist. Man kann ihn reaktivieren, wenn man kleine Jungtiere unterlegt.

Nach MUNN (1950) ist das Junggeeintragen angeboren. Ratten, die RIESS (1954) mit Pulverfutter aufzog (S. 735), sammelten aber ihre Jungen nicht richtig an einem Ort, wenn er sie mit den Kleinen in einen Prüfkäfig setzte. RIESS meint, sie müßten das wohl ebenso wie das Nestbauen, durch Umgang mit festen Gegenständen, lernen.

Wie beim Nestbauen (S. 737) lag aber auch hier die Vermutung nahe, daß nur der Mangel einer Ortsbindung ein gerichtetes Eintragen unmöglich machte. In der Tat trugen auch erfahrene Mütter ihre Jungen in fremder Umgebung ziellos umher.

49 nach der RIESS'schen Methode aufgezogene ♀♀ (S. 735) wurden mit zwei Monaten verpaart. Sie warfen in der durch eine Blechplatte abgeteilten Schlafcke des Aufzuchtkäfigs. Unmittelbar danach legten wir ihnen einige



Abb. 21: Unerfahrene Rattenmutter beim Jungentransport (aus dem wiss. Film E 312, EIBL-EIBESFELDT 1960)

der Jungen vor. 37 ♀♀ trugen sie ohne Zögern ein. Sie suchten auch in der typischen Weise dort nach, wo sie das Junge gefunden hatten, nachdem sie es geborgen hatten. 12 ♀♀ trugen nicht ein. Bei den meisten (8) waren die Jungen stark ausgekühlt und fiepten nicht. Die gleichen ♀♀, die beim Jungeeintragen versagten, bauten bei erster Gelegenheit ein Nest.

Beim Jungeeintragen zeigten erfahrene und unerfahrene Mütter nur geringfügige Unterschiede. Unerfahrene beschnupperten das Junge etwas länger und packten es dann weniger fest, so daß sie die Kleinen anfangs oft verloren. Manche versuchten auch rückwärts laufend das Junge wie ein Stück Genist einzuscharren.

Nur 4 ♀♀ bemühten sich, ihre Jungen bei Störung zu verlagern: als ich den Käfigschieber hochzog, packten sie eines und liefen damit suchend im Käfig umher. Zuletzt kehrten sie wieder in die Schlafecke zurück. Die anderen Ratten waren sehr zahm und zeigten wohl deshalb kein solches Verhalten.

Im Bewegungsablauf gleichen sich Nestmaterial- und Jungeeintragen. In beiden Fällen wird der Heimweg gelernt. Auch sind Nestbau- und Jungeberge-Stimmung sicherlich von einem übergeordneten Brutpflegetrieb abhängig, wie ihr gemeinsames Fluktuieren im Brutpflegezyklus zeigt. Sie sind aber nicht identisch, denn eine Ratte zieht einmal Nestmaterial, ein anderes Mal die Jungen vor. Mütter suchen im allgemeinen erst die Jungen aus einem Haufen Genist und bergen sie. Ist es sehr kalt, dann können sie aber im Wahlversuch auch Neststoffe vorziehen.

VI. Das Spiel

Wer vom Spielen spricht, denkt an eine zweckfreie, lustvolle Betätigung. Sich spielerisch balgende Kinder oder Kätzchen sind nicht darauf aus, sich ernstlich zu verletzen, und junge Katzen haschen unermüdlich nach einem Wollknäuel, als wäre es richtige Beute. Spiel und Ernst sind bereits bei oberflächlicher Betrachtung echte Gegensätze. Zwar verwendet das spielende Tier oft die gleichen angeborenen oder erlernten Verhaltensweisen wie im Ernstfall, doch ohne dabei deren spezifische arterhaltende Funktionen auszuüben. Immerhin übt und lernt das spielende Tier für das spätere Leben. Es spielen daher vor allem Jungtiere, seltener erwachsene Säuger. Rötelmäuse (*Clethrionomys glareolus* Schreber), Feldmäuse (*Microtus arvalis* Pallas) oder Hausmäuse (*Mus musculus* L.) z. B. spielen überhaupt nicht, wohl aber Wanderratten (*Rattus norvegicus* Berk.), Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris* L.), Murmeltiere (*Marmota marmota* L.) und Biber (*Castor fiber* L.), ferner die meisten Raubtiere, viele Huftiere und Affen (GERLACH 1962). Tiere, die als typische Neugierwesen viel lernen, spielen auch viel. Im Spiele sammelt das Tier Erfahrungen, und wir erwähnten bereits, daß es dabei manches erlernt, was ihm später nützt (vgl. Paarungsverhalten des Iltis S. 732).

Von den anderen Wirbeltiergruppen kennen wir nur vereinzelte Beispiele sicheren Spielens. SAUER (1956) beschreibt, daß sich Dorngrasmücken damit vergnügen, Steinchen auf eine Blechplatte fallen zu lassen. Sie wiederholten das viele Male täglich. EIBL-EIBESFELDT und SIELMANN (1962) sahen einen zahmen Spechtfink seine Mehlwürmer in Spalten seines Käfigs verstecken, um sie dann mit einem im Schnabel gehaltenen Ästchen herauszustochern. Hatte er sie mit Hilfe dieses Werkzeuges wieder erbeutet, dann versteckte er sie sogleich von neuem. Auch das zweckfreie „Dichten“ des Singvogels nannten W. CRAIG, K. LORENZ u. a. ein echtes Spiel. Nur wenige Beispiele gibt es bisher bei Fischen und wohl gar keine bei Amphibien oder Reptilien, deren Verhalten ja viel starrer und durch eine Fülle hochspezifischer Erbkoordinationen festgelegt ist.

GROOS (1899, 3. A. 1930) beschrieb einige Kennzeichen des Spieles und unterschied Bewegungsspiele, Kampfspiele, Jagdspiele und dergl. BALLY (1945) hob hervor, daß ein Tier nur dann spielt, wenn es nicht unter der Spannung elementarer Triebe (Hunger, Geschlechtstrieb u. dergl.) steht. EIBL-EIBESFELDT (1950 b, 1951) fand weitere Merkmale: Während im Ernstfalle, etwa beim wirklichen Jagen oder Kämpfen, die Bewegungen einander in einer bestimmten Reihe folgen und keine von ihnen fehlt, mangelt es im Spiele dieser Ordnung. Die Bewegungen erscheinen oft einzeln für sich, wie abgehängt von den ihnen normalerweise vorgesetzten Stellen. Die Einzelbewegungen sind daher dem Tiere frei verfügbar, andere Verhaltensweisen, z. B. oft das Drohverhalten, fehlen. Das ist wohl im

Sinne der TINBERGEN'schen Instinkthierarchie (TINBERGEN 1952) dahingehend zu deuten, daß im Spiele nicht der ganze Instinkt in seiner hierarchischen Ordnung aktiviert wird. Vielmehr kommen einzelne Bewegungen tieferer Integrationsstufen unabhängig voneinander und von den ihnen normalerweise vorgesetzten, funktionell übergeordneten Stellen in Gang. Dementsprechend fehlt auch die als subjektives Korrelat einen autochthon aktivierten Instinkt begleitende affektive Erregung des Tieres: ein kampfspielendes Tier gerät nicht wirklich in „Wut“⁵⁾. Es zeigt bei seinen spielerischen Raufereien starke Hemmungen, den Partner wirklich fest zu beißen. Bei den Fluchtspielen wird der Unterschied zum Ernst ebenfalls deutlich. Bei ernstgemeinter Flucht strebt das Tier bestimmten Fluchtzielen zu, und ist es geborgen, dann verläßt es nur zögernd die Deckung. Bei Fluchtspielen dagegen wechseln Verfolger und Verfolgter oft unvermittelt, was beim Anklingen ernster Fluchtstimmung unmöglich wäre. Aus diesem Grunde kann ein spielendes Tier sein Spiel auch jederzeit unterbrechen oder ein ganz anders geartetes beginnen. Es kann sogar Bewegungen verschiedener Funktionskreise, die sich im Ernstfalle gegenseitig ausschließen, frei kombinieren. Schließlich ist spielerisches Tun schwerer ermüdbar als eine Ernsthandlung. Daß aus Spiel auch Ernst werden kann, erörterten wir an anderer Stelle (1950). MEYER-HOLZAPFEL (1956), die unser Wissen vom tierischen Spiel kürzlich zusammenfaßte, schloß sich ebenso wie INHELDER (1955) dieser Auffassung an.

Über die Ursachen des Spielens weiß man wenig. Sicher liegt ihm eine erhöhte lokomotorische Aktivität, ein spontaner allgemeiner Bewegungsdrang, zugrunde (ASCHOFF 1962). Erhöhte Aktivität allein ist jedoch noch nicht Spielen. Alles Spielen ist mehr oder weniger ein Experimentieren mit dem eigenen Körper, mit den zur Verfügung stehenden Erbkoordinationen oder mit den Dingen der Umwelt.

Als Antrieb dient eine erhöhte motorische Aktivität. Aber erst durch das Hinzutreten der Neugier entsteht Spielen. Mit dem Begriff Neugier beschreiben wir die Tatsache, daß viele Säuger von sich aus neue Situationen aufsuchen und erkunden. Sie wurde als Hauptmotor selbständigen Lernens entwickelt. Befriedigung der Neugier wirkt bei Dressuren belohnend (BUTLER 1961, MYERS und MILLER 1961). HARLOW und Coop. (1950) fanden, daß Affen eine

Aufgabe lernen, wenn die Belohnung allein darin besteht, mit Gegenständen zu manipulieren. Er nimmt einen eigenen „*manipulation drive*“ an. MYERS und MILLER (1961), deren Ratten einen Hebel zu drücken lernten, wenn sie zur Belohnung in einen fremden Raum durften, sprechen von „*exploration drive*“. Abwechslung wird von höheren Säugern deutlich der ermüdenden Eintönigkeit vorgezogen. Eine ausführliche Erörterung bei WÜNSCHMANN (1963).

Das spielende Tier erforscht im Umgange mit den Gegenständen seiner Umwelt die Eigenschaften verschiedener Dinge und



Abb. 22: Sich spielerisch balgende Jungtilts

⁵⁾ Durch punktförmige elektrische Reizung im Stammhirn des Huhnes konnten v. HOLST und v. SAINT PAUL (1960) Verhaltensweisen verschiedenen Integrationsniveaus aktivieren. Sie erhielten z. B. von einem Ort „reines Gackern“, und dabei blieb es, auch wenn sie länger oder stärker reizten. Dabei schien das Huhn affektiv völlig unbeteiligt, es verhielt sich wie eine „Gackermaschine“.

War dagegen der ganze Fluchttrieb aktiviert, dann folgte dem Gackern bei längerer Reizeinwirkung unruhiges Umhergehen, zielende Bewegungen mit dem Kopfe und zuletzt Abflug. In solchen Fällen war das Tier als Ganzes affektiv beteiligt. Man hatte unbedingt den Eindruck, es fürchte sich wirklich, ja aus den Beschreibungen und Filmen der genannten Autoren geht hervor, daß das hirngereizte Huhn nicht vorhandene Feinde fixiert, ihr Näherkommen verfolgt und dann zur Seite hüpfte, als halluziniere es.

entdeckt dabei auch sein eigenes Bewegungskönnen. So, wie es mit den Gegenständen umgeht, erprobt es die ihm zur Verfügung stehenden Erbkoordinationen in immer neuer Kombination und erwirbt Geschick im Einsatz der ihm angeborenen Fähigkeiten. Den Eichhörnchen ist z. B. das Fluchtverhalten vor Raubvögeln sicher angeboren. Seitlich laufend, flitzen sie so um den Baumstamm, daß sie ihn zwischen sich und den Raubfeind bringen. Junge Eichhörnchen werden es stundenlang nicht satt und steigern sich in immer höhere Geschwindigkeiten. Ältere Wickelkinder lachen herzlich, so oft man sein Gesicht vor ihnen versteckt und plötzlich wieder auftauchen läßt. Dabei reagieren sie immer schneller.

Junge Iltisse erwerben im Kampfspiel Geschick im Verfolgen des anderen; sie lernen, Wege abzuschneiden und schließlich auch, wie ein Artgenosse reagiert (S. 732) (Abb. 22).

Manche Säuger erfinden im Spiel sogar neue Bewegungskoordinationen, z. B. mein zahmer Dachs das Vorwärtsrollen. Zuletzt konnte er einen Wiesenhang in ganzen Purzelbaumserien hinunterrollen. Er lernte auch auf blanken Eisflächen zu schlittern. Auf beides kam er zufällig; bemerkenswert ist jedoch, daß er solche Entdeckungen aufgriff und die neue Erfindung bis zur Fertigkeit wiederholte. In einem DISNEY-Film kann man Fischotter einen verschneiten Abhang hinauflaufen und herunterschlittern sehen. SCHNEIDERS (1942) Zwergseebären lernten Anlauf nehmen und auf dem frisch gespritzten Gehegeboden zu schlittern. Bis vor kurzem noch hielt man solche Erfindungen im motorischen Bereich für etwas typisch Menschliches.

VII. Erörterung

LORENZ (1952, 1954) und LORENZ und TINBERGEN (1938) bezeichnen als Erbkoordination formkonstante Bewegungen, die für systematische Einheiten so kennzeichnend sind wie körperliche Merkmale und ebenso wenig wie jene durch individuelles Lernen erworben werden. Das Verhalten kann, wie Fehlleistungen zeigen, ohne Einsicht in den arterhaltenden Sinn der Tätigkeit ablaufen, und schließlich soll nach der ursprünglichen Fassung des Begriffes die Koordination rein zentral, ohne Mithilfe von Rezeptoren erfolgen. LORENZ entwickelte diese Hypothese auf Grund der fast immer zu beobachtenden Spontaneität der Erbkoordination und des Nachweises afferenzunabhängiger Bewegungskoordinationen durch v. HOLST (1935, 1936). „Aus allen diesen Gründen erscheint es zulässig, die Annahme zur Arbeitshypothese zu erheben, daß die Instinkthandlung in der Koordination ihrer Einzelbewegungen von allen Rezeptoren unabhängig und durch sie nicht beeinflusbar sei.“ (LORENZ und TINBERGEN 1938, S. 6), wobei die Genannten allerdings zusätzlich bemerken, daß dieses Schema vielleicht etwas vergrößert sei. 1952 betont LORENZ, daß Afferenzen, speziell propriozeptorische Vorgänge, beim Zustandekommen und bei der Koordination von Instinktbewegungen offensichtlich eine „geringe Rolle“ spielen. Die Mitwirkung von Afferenzen wird also nicht per definitionem ausgeschlossen, sondern nur für gering erachtet. Das ist auch wiederholt nachgewiesen worden, es sei nur an das Schwimmen der fast völlig desaffferenzierten Kröte erinnert (GRAY 1950).

In manchen Fällen erblich koordinierten Verhaltens spielen jedoch Afferenzen eine größere Rolle, z. B. beim Gurren der Taube. Würde man den Begriff Erbkoordination nur auf rein zentral, ohne Mithilfe von Afferenzen koordinierte Verhaltensweisen beschränken, dann verlöre er an praktischer Verwendbarkeit, da erst nach einer schwierigen Operation festgestellt werden könnte, ob ein Verhalten eine Erbkoordination ist. Erbkoordination und v. HOLST'scher Automatismus wären in diesem Falle dasselbe. M. E. sollte man den Begriff nicht nur auf die völlig afferenzunabhängig koordinierten angeborenen Bewegungen beschränken, sondern alle jenen angeborenen funktionellen Einheiten des Verhaltens mit einbeziehen, die, einmal durch den Außenreiz in Gang gesetzt oder leer angelaufen, ohne weitere Mithilfe von Außenreizen geordnet weitergehen, gleich ob Proprioceptoren nach angeborenem Plan bei der Koordination mitwirken oder nicht. Meist wird beides der Fall sein.

Kommt dagegen eine geordnete Bewegungsfolge dadurch zustande, daß ein durch einen Außenreiz ausgelöstes Verhalten eine Änderung der äußeren

auslösenden Reizsituation herbeiführt, die ein neues Verhalten in Gang bringt und so fort, dann haben wir eine Kette von Erbkoordinationen vor uns. Ein Falke, der eine Ente aus einer fliegenden Schar jagen will, sprengt z. B. durch Scheinangriffe ein Opfer von der Schar; ist ihm das geglückt, dann löst die einzelne Ente den wirklichen Angriff aus, und hat er die Beute geschlagen, so werden wieder in einer Folge die Handlungen des Rupfens und Kröpfens ausgelöst, wobei die Reizsituation durch die vorangehende Handlung des Räubers geschaffen wird (TINBERGEN 1952).

Bei Ausbleiben eines auslösenden Reizes reißt die Kette ab. Eine Erbkoordination dagegen läuft, einmal ausgelöst, unabhängig von Außenreizen weiter, wie LORENZ und TINBERGEN (1938) bei der Eirollbewegung der Graugans nachwiesen.

Unsere Versuche zeigen, daß die Größe der erbkoordinierten Einheiten bei Säugern sehr wechselt. Im allgemeinen handelt es sich um kürzere Bewegungsfolgen, wie Zerspleißen, Scharren, Zurücklegen und Tapezieren im Nestbauverhalten der Ratte, oder Sprengen und Nagen beim Eichhörnchen.

Manchmal gibt es jedoch auch sehr komplizierte Erbkoordinationen. Beim futterversteckenden Eichhörnchen folgen Scharren, Ablegen, Schnauzenstoßen, Zudecken und Festdrücken in einer festen Ordnung und zwar nicht nur, weil jeder Bewegungsablauf die auslösende Reizsituation ändert und damit neues Verhalten aktiviert. Auch, wenn das unerfahrene Tier nichts aufgedrungen hat, legt es die Nuß ab, deckt nach Schnauzenstoßen das nicht vorhandene Loch zu und drückt Nichtaufgedrungenes fest. Das dem Ablegen folgende Feststoßen könnte zwar durch einen Außenreiz (abgelegte Nuß) ausgelöst werden. Allerdings erfolgt das Schnauzenstoßen situationsgemäß; normalerweise löst eine offen daliegende Nuß Aufheben aus. Es dürfte die ganze Folge nach einem inneren erblichen Koordinationssystem ablaufen und damit eine Erbkoordination sein, wobei Außenreize auf den Ablauf einwirken können (S. 714). Es muß nicht immer die ganze Folge ablaufen, aber daß sie es auch ohne weitere Mithilfe von Außenreizen kann, beweist ihre innere Koordination.

TINBERGEN (1952) versuchte, den Begriff der Erbkoordination auf ein bestimmtes Integrationsniveau zu beschränken. Er definiert sie als „starr ererbte, wohlorganisierte letzte Einheiten des Instinktverhaltens“ (S. 181) und führt Kratzen und Zittern (zwei Nestbaubewegungen der Vögel) als Beispiele an. Genau besehen, ist aber jede dieser Bewegungen wieder aus vielen Teilakten zusammengesetzt. Wir können oft mehrere Integrationsniveaus erblich koordinierten Verhaltens feststellen, und es scheint mir nicht möglich, den Begriff nur Verhaltensweisen einer bestimmten Stufe vorzubehalten. Wo sollte man denn auch die Grenze ziehen? Einatmen und Ausatmen ist ein erblich koordiniertes Verhalten mit lebenswichtiger Hauptfunktion; im Vogelgesang, im Schnüffeln der Säuger, in unserem Lachen und Weinen und den angeborenen Grundlauten unserer Sprachen, beim Saugen, Schlucken, Niesen usw. usw. ist es in andere, recht verschieden hohe weitere Erbkoordinationen eingepaßt. Beim „Spüren“ sucht eine Ratte den Boden mit gesenkter Schnauze links-rechtspendelnd und schnüffelnd ab. Im Gleichtakt mit dem Schnüffeln schlagen die Schnurrhaare vor und zurück. Solange das wohlgeordnete Zusammenspiel der Bewegungen eines Integrationsniveaus nicht gelernt oder durch Außenreize koordiniert wird, dürfen wir von Erbkoordination sprechen.

Eine Erbkoordination kann allerdings Teilakte enthalten, die auf einem niederen Niveau gelernt wurden. PRECHTL und KNOL (1958) zeigten, daß beim Menschen die Lage im Uterus und die damit verbundene unterschiedliche Bewegungsfreiheit des Embryos das spätere Verhalten in Grenzen mitbeeinflusst.

Kinder, die sich in Kopflage entwickelten, zeigen gleich gute Beuge- wie Streckreflexe. Kratzt man sie an der Fußsohle, dann ziehen sie die Beine an. Nach Steißlagelöst der gleiche Reiz paradoxerweise Streckung aus, und Streckbewegungen überwiegen auch im spontanen Bewegungsinventar des Säuglings. Da in der Muskulatur und dem ZNS dieser Säuglinge keine anatomischen Unterschiede zu den in Kopflage geborenen bestehen, muß Gewöhnung für dieses unterschiedliche Verhalten verantwortlich sein. Offenbar haben die proprioceptiven Afferenzen einen Einfluß auf die Entwicklung des spinalen Systems. Das hat nun auch Nachwirkungen auf die spätere Motorik. Noch im zweiten Lebensjahre überstreckten Steißgeborene die Knie beim Gehen und knickten leicht in den Hüften ein.

Eine Erbkoordination ist primär stets erbangepaßt, d. h. sie ist auf eine bestimmte Umweltsituation zurechtgeformt, sie erfüllt eine bestimmte Funktion, selbst wenn das Tier erst lernen muß, worauf seine Erbkoordination paßt, wie z. B. die Ratte das Tapezieren (S. 737). Zur Erbangepaßtheit gehört auch die angeborene Kenntnis darüber, wann ein Verhalten paßt.

Eine Erbkoordination kann im Laufe der Stammesgeschichte ihre Angepaßtheit verlieren. Solche rudimentären Erbkoordinationen sind z. B. die Balancierbewegungen stummelschwänziger Affen (KRUMBIEGEL 1941, weitere Beispiele bei WICKLER 1961). Auch kann ein Funktionswechsel stattfinden, indem eine Bewegung z. B. eine neue Funktion als Ausdrucksbewegung übernimmt (Beispiele bei EIBL-EIBESFELDT 1957). Findet ein solcher Funktionswechsel in der Ontogenese statt, dann haben wir den seltenen Fall einer erwerbangepaßten Erbkoordination. Bei Zootieren werden Erbkoordinationen wie Scharren oder Lecken zur Bettelgebärde (WINKELSTRÄTER 1960).

Werden Erbkoordinationen durch Lernen zu höheren funktionellen Einheiten zusammengefaßt, dann sprechen wir von Erwerbkoordinationen. Ist solch ein Lernen in der Entwicklung des Tieres fest eingeplant, d. h. als stammesgeschichtlich erworbene Anpassung in seiner Organisation durch angeborene Auslösemechanismen so festgelegt, daß Lernen selbst auf verschiedenem Wege zu einem Ziele führt, dann sollte man es erbangepaßte Erwerbkoordination nennen. Eine solche ist das Nestbauen der Ratte in seiner Gesamtheit. Allein im Eintragen steckt an vorgesehener Stelle viel Gelerntes (S. 738). Schimpansen drohen, indem sie gegen hohle Bäume, Blechtüren und dergl. schlagen. Die Methode, Lärm zu erzeugen, wechselt. Die einen trommeln mit den Händen, andere mit einem Hinterbein. Da es alle tun, kann man wohl annehmen, daß nicht die Bewegungen angeboren sind, wohl aber die Bereitschaft, durch Lärmen zu drohen. Auch manche Vogelgesänge sind erbangepaßte Erwerbmotorik (THORPE 1954). In allen diesen Fällen liegt eine angeborene Lerndisposition vor. Es muß sich ein rezeptorischer Apparat als stammesgeschichtliche Anpassung entwickelt haben, der dem Tier mitteilt, wann ein Verhalten seine biologische Funktion erfüllt. Das „Soll“ ist gewissermaßen in einer angeborenen Schablone festgelegt, gegen die das Tier sein Verhalten prüft.

Vergräbt ein Eichhörnchen oder Aguti erfolglos, so sieht man es danach den noch offen daliegenden Brocken betrachten und noch einmal zuscharren, oder es versucht es an ganz anderer Stelle von neuem. So lernen die Tiere, die Erde richtig orientiert über den Vorrat zu schieben, wie auch, wo man gut vergräbt. Die Tätigkeit zielt offenbar darauf hin, die auslösende Reizsituation zu ändern. Gelingt das nicht, dann bleibt der Trieb unbefriedigt (S. 714). Der Bewegungserfolg wird in jeder Phase wahrgenommen und wirkt auf das Verhalten zurück. Ein Eichhörnchen vergräbt zwar auch auf fester Unterlage, doch flüchtiger als in Erde. Ähnlich nimmt die nestbauende Ratte das „Passen“ der Bewegung wahr. Das gilt auch für das Nüsseöffnen der Eichhörnchen: Was nicht

zum Sprengen führt, wirkt adressierend. Selbstdressur mit Hilfe von Strafreizen beobachten wir bei Jungiltissen, die den Nackenbiß erlernen (S. 729).

Schließlich gibt es Verhaltensweisen, die sowohl ihre Angepaßtheit, wie auch ihre Koordination individuellem Lernen verdanken. In England erfanden die Meisen auf der Basis ihrer Erbkoordinationen individuell verschiedene Bewältigungsweisen zum Öffnen von Milchflaschen (FISHER und HINDE 1949). Zootiere lenken mitunter durch erfundene Bewegungen die Aufmerksamkeit der Besucher auf sich. Ein Bär im Berner Bärengarten saß auf dem Boden, wiegte sich und hielt sich mit seinen Tatzen an den Zehen fest. Dabei leckte er in die Luft. Ein anderer im gleichen Gehege stand und drehte sich im Kreise (WINKELSTRÄTER 1960).

Die verschiedenen Möglichkeiten der Herkunft von Angepaßtheit und Koordination sind in folgender Übersicht zusammengestellt.

	erbangepaßt	erwerbangepaßt
erbkoordiniert	Sprengen, Zerspleißen, Versteckhandlung des Eichhörnchens	angeborene Bettelbewegungen von Zootieren wie z. B. Lecken
erwerbkoordiniert	Nestbauen der Ratte, Gesang des Buchfinken	erfundene Bettelbewegungen von Zootieren, Flaschenöffnen von Meisen

Erbkoordinationen sind stets die Bausteine des Verhaltens. Auch die Erwerbmotorik ist aus ihnen aufgebaut. Je kleiner die angeborenen Einheiten, je niedriger also das Integrationsniveau, auf dem Lernen eintreten kann, desto individuell anpassungsfähiger erscheint das Tier. Es scheint, als bestünde vor allem bei den Säugern die stammesgeschichtliche Tendenz, angeborenes Verhalten in immer kleinere, voneinander unabhängige Einheiten zu zerbrechen, aus denen durch Lernen neue funktionelle Bewegungskoordinationen aufgebaut werden können. Je kleiner die angeborenen Elemente, um so freier kann das Lebewesen über seine Bewegungen verfügen. Wir nennen das dann Willkürmotorik (LORENZ 1961).

Dieses Freiwerden ist an der Handmotorik bei Nagern und Primaten gut zu verfolgen. Hausmäuse beherrschen nur einige solche Erbkoordinationen: Sie scharren mit den Händen, putzen durch streichende Bewegungen den Kopf und halten auch einen Futterbrocken, können ihn jedoch nicht mit den Händen aufheben. Was in Spalten liegt, scharren sie nur heraus, ohne es zu ergreifen. Das tun sie nur mit dem Maul.

Etwas freier ist die Wanderratte, die zwar ebenfalls meist mit dem Maule greift, aber auch die Hände benutzt. Und Ratten spielen bereits, was Hausmäuse nicht tun. Dem noch verspielteren Eichhörnchen macht es überhaupt keine Schwierigkeiten, etwas mit den Händen zu ergreifen. So greifen sie von vornherein nach etwas weiter entfernten Gegenständen, und bekommen sie etwas nicht mit einer Hand, versuchen sie es mit der anderen. Eine zahme Biberratte (*Myocastor coypus*) griff mit der Hand nach Futter, zog an begehrten Dingen, und als sie einmal bei dem ihr wiederholt verbotenen Blumenfressen überrascht wurde, raffte sie schnell noch eine Handvoll zusammen und verschwand im Bau (EIBL-EIBESFELDT 1952 b). Als besonderer Motor selbständigen Lernens hat sich im Laufe der Stammesgeschichte das Spiel als neuer Verhaltenstypus entwickelt. Neugier und erhöhte motorische Aktivität veranlassen das Jungtier mit seinen Erbkoordinationen zu experimentieren, sie zu erproben und zu neuen Koordinationen zusammenzufügen. So lernt ein Tier im Spiele mancherlei, was ihm später nützt (S. 732).

Zusammenfassung

Durch Aufzucht unter Erfahrungsentzug kann man im Verhalten der Säuger stammesgeschichtliche Anpassungen im motorischen wie im rezeptorischen Bereich nachweisen. Erbkoordinationen sind jene formkonstanten, phylogenetisch angepaßten Bewegungsfolgen, die, einmal ausgelöst, ohne weitere Mithilfe von Außenreizen ablaufen. Sie können allein zentral oder zusätzlich durch innere Sinnesreize koordiniert werden; ihr wohlgeordnetes Zusammenspiel ist nicht erlernt.

Es gibt Erbkoordinationen verschiedenen Integrationsniveaus, und Erwerbkoordinationen können nach angeborenem Koordinationsplan in sie eingefügt sein (S. 744). Im allgemeinen sind bei Säugern nur kleine Einheiten, wie Scharren, Zerspleißen, Sprengen, erblich koordiniert. Durch Lernen werden sie zu größeren zusammengefaßt. Je kleiner die angeborenen Einheiten, desto individuell anpassungsfähiger ist das Tier.

Besondere angeborene Dressurmechanismen bewirken, daß das Tier zur gegebenen Zeit auch Richtiges (im Sinne der Arterhaltung) lernt, sei es die Anwendung einer Erbkoordination, eine Orientierungskomponente oder ein Handlungsablauf. Außer einem angeborenem Können ließ sich auch ein angeborenes Erkennen biologisch bedeutsamer Situationen nachweisen: Erbkoordinationen werden anfänglich durch einfache Schlüsselreize ausgelöst; die Selektivität des Ansprechens ändert sich durch Lernen.

Bereits das Neugeborene verfügt über eine Reihe erbangepaßter Verhaltensweisen, z. T. frühontogenetische Anpassungen, wie etwa Suchautomatismus und Milchtritt, die im Laufe der Jugendentwicklung von anderen heranreifenden Verhaltensweisen abgelöst werden. Bei Nestflüchtern sind auch einige Verhaltensweisen des Erwachsenen bereits zum Zeitpunkt der Geburt voll ausgereift, so die Laufkoordination, das Sich-Kratzen, Sich-Schütteln u. a. m.

Das Futterhorten untersuchten wir bei Eichhörnchen, Aguti, Wanderratte und Hamster. Auch unerfahrene Eichhörnchen vergraben Nüsse bei erster Gelegenheit mit immer den gleichen Bewegungen im Boden. Die Folge Scharren, Ablegen der Nuß, Feststoßen mit der Schnauze, Zudecken und Festdrücken läuft oft auch dann ab, wenn das Tier gar nicht aufgraben konnte, etwa weil es in einer Zimmerecke verscharrete, wo Zudecken und Festdrücken völlig sinnlos waren. Die Ordnung des Bewegungsablaufes ist demnach offensichtlich nicht erlernt, sondern angeboren. Die Orientierung der Zuscharrbewegung auf die Nuß wird aber durch Lernen verbessert. Oft sieht man, daß ein unerfahrenes Tier ein Loch gräbt, aber am falschen Orte zuscharrt. Dann löst der Anblick der weiterhin offen daliegenden Nuß neuerliches Zudecken aus. Erst, wenn die Nuß unsichtbar ist, scheint das Tier befriedigt. Auch Agutis versuchen Futterbrocken auf festem Boden zu verscharren; gelingt es nicht, folgen Übersprungbewegungen. Die Wanderratte hortet nur dann, wenn sie sich am Freßplatz nicht sicher fühlt. Dem Hamster ist das Horten angeboren.

Eichhörnchen erwerben durch Selbstdressur individuell verschiedene Techniken des Nüsseöffnens auf der Basis der Erbkoordinationen Nagen und Sprengen. Unerfahrene legen viel zu viele regellos ungeordnete Nagefurchen auf die Oberfläche der Haselnuß; später sprengen die meisten mit arbeitsparender Technik ihre Nuß in zwei Hälften. Daß fast alle nahezu das Gleiche lernen, wird durch die Struktur der Nuß bestimmt. Individuelle Abweichungen kommen vor.

Unerfahrene Eichhörnchen sind neugierig auf alles, was sie in den Händen halten und drehen können. Sie lernen Nüsse kennen und unterscheiden später taube von vollen.

Die innerartliche Aggression hat sich als Mittel der Artverbreitung und der geschlechtlichen Auslese bei vielen Wirbeltieren entwickelt. Die große arterhaltende Bedeutung wird durch die Existenz von Turnierkämpfen belegt. Die Theorie, derzufolge sich aggressives Verhalten nur auf Grund schlechter Erfahrungen mit Artgenossen entwickelt, ist nicht zutreffend. Wohl wird die Aggression durch Lernen beeinflusst, doch greifen auch unerfahrene Ratten und Hausmäuse einen in ihr Revier gesetzten Artgenossen an. Viele Verhaltensweisen des Drohens und Kämpfens sind Erbkoordinationen. Jahreszeitliche Schwankungen der Aggressivität beobachtet man u. a. beim Eichhörnchen, das je nach seiner inneren Handlungsbereitschaft die gleiche Reizsituation verschieden beantwortet. Das spricht für die von LORENZ (1943) betonte Triebnatur der Aggression.

Unerfahrene Iltisse verfolgen eine flüchtende Ratte bei erster Begegnung und versuchen sie zu beißen. Totschütteln, Umwerfen der Beute, Beißen und Nachbeißen sind Erbkoordinationen. Während jedoch erfahrene Tiere wehrhafte Beute im Nacken fassen, müssen unerfahrene die Orientierung des Tötungsbisses nach dem Nacken des Opfers erst lernen. Spielerfahrungen helfen dabei. Außerdem lernt ein Iltis auch eine ruhende oder entgegenlaufende Ratte — der er vorher auswich — als Beute zu erkennen.

Unerfahrene Iltisrüden packen alsbald die erste brünstige Fähe, der sie begegnen, und versuchen sich zu paaren, was jedoch mißlingt, wenn sie sie nicht nach Art erfahrener Rüden im Nacken packen. Diese Orientierung des Griffes nach dem Nacken müssen sie, normalerweise beim Spiel mit Geschwistern, lernen.

Unerfahrene Ratten, die nie mit festen Gegenständen üben konnten, bauen Nester, wenn man sie zur Prüfung in ihrem Wohnkäfig beläßt, wo sie einen festen Schlafplatz haben. Sonst können sie nicht gerichtet eintragen.

Die meisten Nestbaubewegungen sind Erbkoordinationen, doch wird ihre zweckmäßige Ablauffolge zum Teil gelernt. Unerfahrene Tiere machen sie oft zur unrechten Zeit und am falschen Ort. Sie merken den Erfolg ihrer Tätigkeit, und das „Passen“ der Bewegung wirkt adressierend. Auch unerfahrene Ratten-♀♀ tragen ihre Jungen ein.

Sehr vieles lernt ein Säuger im Spiele. Durch einen noch nicht näher erforschten Vorgang aktiviert das spielende Tier Erbkoordinationen und auch Teilakte von solchen einzeln, jede für sich. Die Bewegungen erscheinen dann nicht in so strenger Reihenfolge wie im Ernstfall, und es fehlen auch die im Normalgeschehen üblichen Erregungsäußerungen gleich, als kämen die Verhaltensweisen unabhängig von den ihnen sonst vorgesetzten Stellen in Gang. Das erst macht es dem Tier möglich, seine Erbkoordinationen in verschiedener Weise miteinander zu verknüpfen und immer neue Anwendungsweisen auszuprobieren.

Summary

By rearing with experience deprivation it is possible to demonstrate even in mammals phylogenetic adaptations of behaviour. These adaptations can be found both on the motor and the receptor sides. Fixed motor patterns or innate coordinations (Erbkoordination) are form-constant movements which, once released, continue in an orderly way without further help from external stimuli. Their coordination is either purely central or with the help of internal sensory information, and needs not to be learned at this level of integration.

Fixed motor patterns exist at different levels of integration. Component acts may even be learned. In this case the component is an acquired coordination (Erwerbkoordination) built into the innate coordination according to a genetically fixed scheme. In mammals generally, only small units, such as digging (Scharren), splitting (Zerspleißen), cracking (Sprengen) and so on are innately coordinated. By learning, they are combined into larger functional units. The smaller the innate units are, the more individually adaptable is the animal (innate = phylogenetically adapted).

Special innate training mechanisms insure that in due course the animal learns a correct response. This can be an application of an innate coordination, an orientation or a temporal sequence. Besides innate motor abilities, innate recognition of biologically important situations could be demonstrated. Here the innate coordination is at first released by very simple sign stimuli, and the selectivity of the reaction improves rapidly through learning.

The newborn mammal already shows a series of innately adapted behavior patterns, some of which are infantile adaptations, such as sucking, search automatism, and treading against the mother's breast. They are subsequently replaced by other behaviour patterns that mature during development. In precocious species some behaviour patterns of the adult are already fully developed at birth, e.g. the coordination of locomotion, scratching, shaking etc.

We have investigated food storing in squirrels, agoutis, Norway rats, and hamsters. Even inexperienced squirrels bury a nut at the first opportunity with an innate motor pattern. The sequence of digging, depositing the nut, pushing it down with the snout, covering it over, and tamping, often runs off even when the animal is unable to dig up anything, e.g. in a corner of a room, and thus when the covering-over and tamping cannot fulfill their function. The sequence rests on an internal innate organization the animal performing without insight. The orientation of the covering-over movement to the nut is improved by learning. Inexperienced animals that dug a hole, often performed the covering-over in the wrong place, so that the nut was not covered by earth. Then the sight of the uncovered nut released covering-over again. The animal only seems satisfied when the nut is invisible. Agoutis behave in a similar way. They, too, attempt to bury food morsels even on a solid floor, and when this fails, they show displacement activities.

In a similar way innate teaching mechanisms are responsible for the development of the species specific song of the chaffinch. THORPE (1954) demonstrated that in this species a simple song of a certain length and certain number of syllables is innate. They all learn the typical articulation into three song strophes from conspecifics, whom they always single out for imitation, even when they have many other songs to choose from.

Chimpanzees threaten by beating on hollow trees, sheets of metal and the like. The method of producing noise varies. Some drum with their hands, others beat with their hind legs against the resonating object. Since all chimpanzees drum, the impulse to threaten by making noise seems innate, although the movement is not. The method is acquired by trial and error learning, the behaviour being checked against a template. Such teaching mechanisms are important phylogenetic adaptations.

Rats feed on familiar ground only. They bring food to their home, when they do not feel safe. In the hamster phylogenetic adaptations for hoarding occur in behaviour and morphology as well.

Through selftraining squirrels develop individually different techniques of nut opening, on the basis of the innate movements gnawing and cracking.

Inexperienced animals gnaw up the surface of the nut with many superfluous furrows; later they restrict themselves to a few furrows and generally crack the nut in two halves. The structure of the nut leads most animals to learn the same technique, though individual variation occurs.

Inexperienced squirrels are primarily interested in objects they can hold and turn in their hands. They learn to recognize nuts and to distinguish empty from full ones.

Intraspecific aggression has been evolved in many vertebrates as a means of spacing out and sexual selection. The high selective value is evidenced by the existence of ceremonial fights. The theory that aggressive behavior is only developed as a result of negative experiences with conspecifics could not be confirmed. Inexperienced rats or mice attack a conspecific placed in their territory. Some behavior patterns of threat and fighting appear in the same form in inexperienced and in experienced animals, and are innate coordinations. In squirrels seasonal fluctuations of aggressivity can be observed; they respond differently to the same stimulus situation, according to their motivational state. This indicates the drive nature of aggression, emphasized by LORENZ (1943).

Inexperienced polecats pursue a fleeing rat on the first encounter and try to bite it. The movements of shaking, turning over the prey and sinking the teeth are innate coordinations. While experienced animals grasp formidable prey in the nape of the neck, so that it cannot defend itself, inexperienced animals have to learn the proper orientation of the killing bite toward the nape of the prey. Polecats being able to play with litter-mates performed better than isolated ones without such experience. Polecats further learn to recognize a motionless or an approaching rat as prey.

Inexperienced male polecats are immediately interested in females in heat. They seize them and attempt to copulate, but generally fail, as they do not grasp the female in the nape as do experienced ones. The orientation of the bite in the nape must be learned. Normally they learn this during play with their siblings.

Rats, deprived of any opportunity to manipulate solid objects, build nests, contrary to the assumption of RIESS, provided that the animals are tested in their living cage where they have a fixed sleeping place. They have a number of innate coordinations for nest-building, but their proper use and the most effective sequence is learned. Inexperienced animals often perform nest-building movements at the wrong time or in the wrong place. They get feed-backs from their activities and the „fitting“ of a movement acts as reward. This freedom from a rigid pattern enables the animals to nest in very different sites.

Mammals learn a great deal in play. By a process which has not yet been studied more closely, the playing animal can activate innate coordinations individually. The movements then need not appear strictly in the sequence observed when the animal „means business“.

It appears as if the behaviour patterns are activated independently from the systems to which they are normally subordinated. It is this freedom which allows the animal to experiment with its innate coordinations and to combine them in ever-new ways. Many mammals invent new movement patterns in play.

Literaturverzeichnis

- ARDREY, R. (1962): African Genesis. Collins-London • ASCHOFF, J. (1962): Spontane lokomotorische Aktivität. Handbuch der Zoologie 10, (11), De Gruyter, Berlin • BACKHAUS, D. (1960): Über das Kampfverhalten beim Steppen-Zebra (*Equus quagga* H. Smith 1841). Z. Tierpsychol. 17, 345—350 • BALLY, G. (1945): Vom Ursprung und von den Grenzen

- der Freiheit, eine Deutung des Spieles bei Tier und Mensch. Birkhäuser, Basel • BANKS, E. M. (1962): A time and motion study of prefigting behavior in Mice. J. Gen. Psychol. **101**, 165—183 • BARNETT, S. A. (1963): A study in behaviour, principles of ethology and behavioural physiology displayed mainly in the Rat. Methuen, London • BEACH, F. A. (1939): The neural basis of innate behavior II. J. Genet. Psychol. **53**, 109—148 • Ders. (1942a): Comparison of copulatory behaviour in male rats reared in isolation, cohibition and segregation. J. Gen. Psychol. **60**, 212—236 • Ders. (1942b): Male and female mating behavior in prepuberally castrated female rats treated with androgens. Endocrinology **31**, 673—678 • Ders. (1947): A review of physiological and psychological studies of sexual behavior in mammals. Physiol. Reviews **27** (2) • Ders. (1948): Hormones and Behavior. Hoeber, New York • Ders. (1951): Instinctive behavior: Reproductive activity. Handb. exper. Psychol. ed. S. S. Stevens. Wiley, New York, 387—434 • Ders. (1958): Normal sexual behavior in male rats isolated at fourteen days of age. J. comp. physiol. Psychol. **51**, 37—38 • BEACH, F. A., and J. JAYNES (1954): Effects of early experience upon the behavior of animals. Psychol. Bull. **51**, 240—263 • DIES, (1956): Studies on maternal retrieving. I. J. Mammal. **37**, 177—180; II. Am. Naturalist **40**, 103 bis 109; III. Behaviour **10**, 105—125 • BENIEST-NOIROT, E. (1962): Les modifications de reactivité au niveau des réponses aux jeunes chez la souris. Université libre de Bruxelles. Ecole des Sciences Psychologique et Pédagogiques, 153 • BEVAN, W., and M. A. GRODSKY (1958): Hoarding in hamsters with systematically controlled pretest experience. J. comp. physiol. Psychol. **51**, 342—345 • BINDRA, D. (1948 a): What makes a rat hoard? J. comp. physiol. Psychol. **41**, 397—402 • Ders. (1948b): The nature of motivation for hoarding food. J. comp. physiol. Psychol. **41**, 397—402 • BIRCH, H. G. (1961): The pertinence of animal investigation on a Science of Human behavior. Am. J. Orthopsychiatry **31**, 267—275 • BRODMANN, K. (1952): Mauswiesel frei im Hause. Balduin Pick-Verlag, Köln • BRÜCKNER, G. H. (1933): Untersuchungen zur Tiersoziologie, insbesondere der Auflösung der Familie. Z. Psychol. **128**, 1—120 • BRUHIN, H. (1953): Zur Biologie der Stirnaufsätze bei Huftieren. Physiologica Comp. Oecol. **3**, 63—92 und 93—127 • BURCKHARDT, D. (1958): Kindliches Verhalten als Ausdrucksbewegung im Fortpflanzungszeremoniell einiger Wiederkäuer. Rev. Suisse Zool. **65**, 311 • BUTLER, R. A. (1961): Discrimination learning by Rhesus monkeys to visual-exploration motivation. Instinct. Hrsg. R. C. Birney & R. C. Teevan. D. van Nostrand, N. York—London. 154—162 • CARMICHAEL, L. (1926): The development of behavior in vertebrates experimentally removed from the influence of external stimulation. Psychol. Rev. **33**, 51—58 • Ders. (1927): A further study of the development of the behavior in vertebrates experimentally removed from the influence of external stimulation. Psychol. Rev. **34**, 34—47 • Ders. (1928): A further experimental study of the development of behavior. Psychol. Rev. **35**, 253—260 • CARPENTER, Ch. E. (1961): Patterns of social behavior in the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*. Copeia 1961, 396—405 • CAUSEY, D., and R. H. WATERS (1936): Parental care of mammals, with special reference to the carrying of young by the albino rat. J. comp. Psychol. **22**, 241—254 • COLLIAS, N. E. (1944): Aggressive behavior among vertebrate animals. Physiol. Zool. **17**, 83—123 • DIETERLEN, F. (1959): Das Verhalten des syrischen Goldhamsters (*Mesocricetus auratus* Waterhouse). Z. Tierpsychol. **16**, 47—103 • Ders. (1960): Bemerkungen zu Zucht und Verhalten der Zwergmaus (*Micromys minutus soricinus* Hermann). Z. Tierpsychol. **17**, 552—554 • EIBL-EIBESFELDT, I. (1950a): Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an anderen Nagern. Z. Tierpsychol. **7**, 558—587 • Ders. (1950b): Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachs (*Meles meles* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spieles. Z. Tierpsychol. **7**, 327—355 • Ders. (1951): Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L.). Z. Tierpsychol. **8**, 370—400 • Ders. (1952 a): Ethologische Unterschiede zwischen Haus- und Wanderratte. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg, 169—180 • Ders. (1952b): Einige Beobachtungen an einer in Freiheit gehaltenen weiblichen Biberratte (*Myocastor coypus*). D. Zool. Garten (NF) **19**, 277—283 • Ders. (1953 a): Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.). Z. Tierpsychol. **10**, 204—254 • Ders. (1953 b): Eine besondere Form des Duftmarkierens beim Riesengalago, *Galago crassicaudatus* E. Geoffroy, 1812. Säugetierkd. Mitt. **1**, 171—173 • Ders. (1955 a): Ethologische Studien am Galapagos-Seelöwen (*Zalophus wolfebaeki* Sivertsen) Z. Tierpsychol. **12**, 286—303 • Ders. (1955b): Der Kommentkampf der Meerechse (*Amblyrhynchus cristatus* Bell.) nebst einigen Notizen zur Biologie dieser Art. Z. Tierpsychol. **12**, 49—62 • Ders. (1956a): Zur Biologie des Iltis (*Putorius putorius* L.). Zool. Anz. Suppl. **19**, 304—314 • Ders. (1956 b): *Putorius putorius* (L.) Beutefang I. (Töten von Wanderratten). Encyclopaedia Cinematographica E 106/1956 • Ders. (1956 c): *Mustela nivalis* L. Beutefang I. und II. Wiss. Film E. 133 u. E. 134 Göttingen Inst. f. d. Wiss. Film • Ders. (1957a): Ausdrucksformen der Säuger. Handbuch der Zoologie **8** (10) **2**, 1—26 de Gruyter, Berlin • Ders. (1957b): *Rattus norvegicus* Kampf I und II. Wiss. Film E 131 und 132, Inst. f. d. Wiss. Film, Göttingen • Ders. (1958 a): Das Verhalten der Nager. Handbuch

- der Zoologie 8 (10), 61—88 de Gruyter, Berlin • Ders. (1958 b): Versuche über den Nestbau erfahrungsloser Ratten. Wiss. Film B 757, Inst. f. d. Wiss. Film, Göttingen • Ders. (1960): *Rattus norvegicus*, Transport der Jungen durch das Muttertier I (erfahrene Weibchen) und II (unerfahrene Weibchen). Encyclopaedia Cinematographica E 311 und E 312, Inst. f. d. Wiss. Film, Göttingen (Beiheft 1960) • Ders. (1961): The fighting behavior of vertebrates. Scientific American 205, 112—122 • EIBL-EIBESFELDT, I., und H. SIELMANN (1962): Beobachtungen am Spechtfinken, *Cactospiza pallida* (SCLATER und SALVIN). J. Ornithol. 103, 92 bis 101 • FISHER, J., and R. A. HINDE (1949): The opening of milk bottles by birds. British Birds 42, 347—358 • FRANK, H. R. (1940): Die Biologie des Dachses. Z. Jagdkde. 2 (1) • FROMME, A. (1941): An experimental study of the factors of maturation and practice in behavioral development of the embryo of the frog *Rana pipiens*. Genet. Psychol. Monogr. 24, 219 bis 261 • GERLACH, R. (1962): Wie die Tiere spielen. A. Müller, Zürich • GRAY, J. (1950): The role of peripheral sense organs during locomotion in the vertebrates. Physiological mechanisms in animal behavior. Symp. Soc. exper. Biol. Cambridge Univ. Press, 112—126 • GROHMANN, J. (1939): Modifikation oder Funktionsreife? Z. Tierpsychol. 2, 132—144 • GROOS, K. (1930): Die Spiele der Tiere. Jena 3. Aufl. • GOETHE, F. (1938): Beobachtungen über das Absetzen von Witterungsmarken beim Baummarder. Deutscher Jäger 1938 H. 13 • Ders. (1940): Beiträge zur Biologie des Iltis. Z. Säugetierkunde, 15, 180—223 • Ders. (1950): Vom Leben des Mauswiesels. D. Zool. Garten (NF) 17, 193—204 • HAAS, G. (1959): Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Mähnspringern (*Ammotragus lervia* Pallas). Z. Tierpsychol., 16, 218—242 • HARLOW, H. F., und M. K. (1962): Social Deprivation in Monkeys. Scientific Am. 207, 137—146 • HARLOW, H. F., M. HARLOW und D. F. MEYER (1950): Learning motivated by a manipulation drive. J. exp. Psychol. 40, 228—234 • HEBB, D. O. (1953): Heredity and environment in mammalian behavior. Brit. J. anim. Beh. 1, 43—47 • HEDIGER, H. (1934): Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. Biol. Zbl. 44, 21—40 • Ders. (1945): Zur Biologie des Eichhörnchens. Rev. Suisse Zool. 52, 361—370 • Ders. (1949): Säugetierterritorien und ihre Markierung. Bijdragen tot de Dierkunde 28, 172—184 • Ders. (1954): Skizzen zu einer Tierpsychologie in Zoo und Zirkus. Zürich • HERTER, K. (1953): Über das Verhalten von Iltissen. Z. Tierpsychol. 10, 56—71 • HESS, E. H. (1953): Shyness as a factor influencing hoarding in rats. J. comp. physiol. Psychol. 46, 46—48 • HOLST, E. v. (1935): Über den Prozeß der zentralnervösen Koordination. Pflüg. Arch. 236, 149—158 • Ders. (1936): Versuche zur Theorie der relativen Koordination. Pflüg. Arch. 237, 93—121 • HOLST, E. v., und U. v. ST. PAUL (1960): Vom Wirkungsgefüge der Triebe. Naturwiss. 47, 409—422 • HOLZAPFEL, M. (1939): Analyse des Sperrens und Picens in der Entwicklung des Stars. J. Ornithol. 87, 525—553 • HOLZAPFEL, M. (1949): Die Beziehungen zwischen den Trieben junger und erwachsener Tiere. Schweiz. Z. Psychol. 8, 32—60 • INHELDER, E. (1955): Zur Psychologie einiger Verhaltensweisen — bes. des Spieles — von Zootieren. Z. Tierpsychol. 12, 88—144 • JENSEN, D. D. (1961): Operationism and the question "is this behavior learned or innate?" Behaviour 17, 1—8 • KAGAN, J., und F. A. BEACH (1953): Effects of early experience on mating behavior in male rats. J. comp. physiol. Psychol. 46, 204—208 • KAHMANN, H. (1931): Zur Sinnesbiologie der Säugetiere. Zool. Garten (NF) 4, 27—34 • KINDER, E. F. (1927): A study of the nest-building activity of the albino rat. J. exp. Zool. 47, 117—161 • KING, J. A., und N. L. GURNEY (1954): Effect of early social experience on adult aggressive behavior in C57BL/10 Mice. J. comp. physiol. Psychol. 47, 326—336 • KITZLER, G. (1942): Paarungsbiologie einiger Eidechsen. Z. Tierpsychol. 4, 353—402 • KOENIG, O. (1951): Das Aktionssystem der Bartmeise (*Panurus biarmicus* L.). Österr. Zool. Z. 3, 1—82 • KOLLER, G. (1955): Hormonale und psychische Steuerung beim Nestbau weißer Mäuse. Verh. Dt. Zool. Ges. Erlangen Zool. Anz. Suppl. 19, 123—132 • KRUMBIEGEL, I. (1941): Die Persistenz physiologischer Eigenschaften in der Stammesgeschichte. Z. Tierpsychol. 4, 249—251 • Kuo, Z. Y. (1930): The genesis of the cats responses to the rat. J. comp. Psychol. 11, 1—35 • Ders. (1932): Ontogeny of embryonic behavior in aves I. J. exp. Zool. 61, 395—430. II. ibid. 453—489 • Ders. (1960): Studies on the basis factors in animal fighting. J. Gen. Psychol. 96, 101—239 und 97, 181—295 • LACK, D. (1943): The life of the robin. London • LARSSON, K. (1956): Conditioning and sexual behavior in the male albino rats. Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. 83, 556—557 • Ders. (1959): Experience and maturation in the development of sexual behavior in male rats. Behaviour 14, 101—107 • LEBLOND, C. P., und W. O. NELSON (1937): Présence d'instinct maternel sans stimulations hormonale. C. r. hebdomadaires des séances et mémoires de la Soc. Biol. 1, 1064 • LEHRMAN, D. S. (1953): A critique of Konrad Lorenz's theory of instinctive behavior. Quart. Rev. Biol. 28, 337—363 • Ders. (1956): On the organization of maternal behavior and the problem of instinct. In »L'Instinct dans le Comportement des Animaux et de l'Homme«, P. P. Grassé (ed.), 475—520 Masson et Cie., Paris • Ders. (1961): Hormonal regulation of parental behavior in Birds and infrahuman Mammals. In: Sex and Internal Secretion, Hrsg. C. Young, Baltimore • Ders. (1962): Interaction of Hormonal and experiential influences on development of behavior. In: Roots of behavior, Hrsg. E. L. Bliss, N. Y. • LEVINE, S., A. CHEVALIER und S. J. KORCHIN (1956):

- Personality 24 zit. nach SCOTT (1962) • LEYHAUSEN, P. (1956): Verhaltensstudien an Katzen. Beih. 2 Z. Tierpsychol. • LOCHBRUNNER, A. (1956): Beiträge zur Biologie des Syrischen Goldhamsters, *Mesocricetus auratus*. Zool. Jb. 66, 389—428 • LÖHRL, H. (1938): Ökologische und physiologische Studien an einheimischen Muriden und Soriciden. Z. Säugetierkde. 13, 140—160 • LORENZ, K. (1937): Über die Bildung des Instinktbegriffes. Naturwiss. 25, 289—300, 307—318, 324—331 • Ders. (1939): Vergleichende Verhaltensforschung. Verh. Dt. Zool. Ges. 1939, 69—102 • Ders. (1943): Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. 5, 235—409 • Ders. (1952): Die Entwicklung der vergleichenden Verhaltensforschung in den letzten 12 Jahren. Verh. Dt. Zool. Ges. 36—58 • Ders. (1954): The objectivistic theory of instinct. In L'Instinct dans le Comportement des Animaux et de l'Homme, Fondation Singer-Polignac. P. P. Grassé (ed.), 51—76, Paris • Ders. (1957): Methoden der Verhaltensforschung. Handb. d. Zool. 8 (10), 1—22 • Ders. (1961): Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation des Verhaltens. Z. Tierpsychol. 13, 139 bis 187 • LORENZ, K., und N. TINBERGEN (1938): Taxis und Instinkthandlung in der Eirollbewegung der Graugans. Z. Tierpsychol. 2, 1—29 • LOUITT, C. M. (1929 a): Reproductive behavior of the guinea pig. Ontogenesis. J. comp. Psychol. 9, 293—304 • Ders. (1929 b): Reproductive behavior of the guinea pig. Modification. J. comp. Psychol. 9, 305—315 • LOWNEY, E. D. (1958): Characteristics of food-carrying behavior in the rat. J. comp. physiol. Psychol. 51, 565—569 • MARX, M. H. (1950a): A stimulus response analysis of the hoarding in the rat. Psychol. Rev. 57, 80—93 • Ders. (1950b): Experimental analysis of the hoarding habit in the rat. I. Preliminary observations. J. comp. physiol. Psychol. 43, 295—308 • Ders. (1951): Experimental analysis of the hoarding habit in the rat. II. Terminal reinforcement. J. comp. physiol. Psychol. 44, 168—177 • McNEIL, E. (1959): Psychology and Aggression. J. Conflict Resolution 3, 195—293 • MESSMER, E. und I. (1956): Die Entwicklung der Lautäußerungen und einiger Verhaltensweisen der Amsel (*Turdus merula merula* L.) unter natürlichen Bedingungen und nach Einzelaufzucht in schalldichten Räumen. Z. Tierpsychol. 13, 341—441 • MEYER-HOLZAPFEL, M. (1956): Über die Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen. Z. Tierpsychol. 13, 442—462 • MORGAN, C. T. (1947): The hoarding instinct. Psychol. Rev. 54, 335—341 • MUNN, N. L. (1950): Handbook of Psychological Research on the Rat. Boston—New York 1950 • MYERS, A. K., und N. E. MILLER (1961): Failure to find a learned drive based on hunger; evidence for learning motivated by "Exploration". "Instinct", Herausg. R. C. Birney & R. C. Teevan. — D. van Nostrand, N. York—London • NOBLE, G. K., und H. T. BRADLEY (1933): The mating behavior of lizards. Nat. Hist. 34, 1—15 • OEHLERT, B. (1958): Kampf und Paarbildung einiger Cichliden. Z. Tierpsychol. 15, 141—144 • PEIPER, A. (1953): Schreit- und Steigbewegungen des Neugeborenen. Arch. Kinderheilkde 147, 135 • PEIPONEN, V. A. (1960): Verhaltensstudien am Blaukehlchen. Ornith. Fennica 37, 69—83 • PILLERI, G. (1960): Kopfpendeln (Leerlaufendes Brustsuchen) bei einem Fall von Pick'scher Krankheit. Arch. Psychiatr. Nervenkr. 200, 603—611 • Ders. (1961): Orale Einstellung nach Art des Klüßer-Bucy-Syndroms bei hirnatrophischen Prozessen. Schweiz. Arch. Neurol. Psychiatr. u. Psychiatr. 87, 286—298 • PILTERS, H. (1954): Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Tylopoden, unter besonderer Berücksichtigung der neuweltlichen Formen. Z. Tierpsychol. 11, 213—303 • PRECHTL, H. F. R. (1952): Angeborene Bewegungsweisen junger Katzen. Experimentia 8, 220 • Ders. (1953): Zur Physiologie der angeborenen auslösenden Mechanismen. Behaviour 5, 32—50 • PRECHTL, H. F. R., und A. R. KNOL (1958): Die Fußsohlenreflexe beim neugeborenen Kind. Arch. Psychiatr. u. Z. ges. Neurol. 196, 542—553 • PRECHTL, H., und W. SCHLEIDT (1950): Auslösende und steuernde Mechanismen des Saugaktes. Z. vgl. Physiol. 33, 53—62, 1951 • RIESEN, A. H. (1960): Effects of stimulus deprivation on the development and atrophy of the visual sensory system. Am. J. Orthopsychiatry 30, 23—36 • RIESS, P. E. (1954): The effect of altered environment and of age on the mother-young relationships among animals. Ann. N. Y. Acad. Sci. 57, 606—610 • ROTH-KOLAR, H. (1957): Beiträge zu einem Aktionssystem des Aguti (*Dasyprocta aguti aguti* L.). Z. Tierpsychol. 14, 362—375 • SAUER, F. (1954): Die Entwicklung der Lautäußerungen vom Ei ab schalldicht gehaltener Dorngrasmücken (*Sylvia c. communis* Latham). Z. Tierpsychol. 11, 1—93 • Ders. (1956): Über das Verhalten junger Gartengrasmücken. J. Ornith. 97, 156—189 • SCHAEFER, T. (1957): Dissertation, Dept. Psychol. University Chicago • SCHAPITZ, W. (1962): Das Verhalten von *Pyrrhulina vittata* (Regan). Z. Tierpsychol. 19, 262—275 • SCHMIDT, F. (1954): Beobachtungen bei der Aufzucht von Hermelinen. Säugetierkündl. Mitt. II/4, 166—174 • SCHNEIRLA, T. C. (1956): Interrelationships of the "Innate" and the "Acquired" in instinctive behavior. In L'Instinct dans le Comportement des Animaux et de l'Homme. P. P. Grassé (ed.) 387—452, Paris • Ders. (1960): Instinctive Behavior, Maturation-Experience and Development. "Perspectives in Psychological Theory", Essays in Honor of Heinz Werner (B. Kaplan and S. Wapner, Eds.), N. Y.: Intern. Univ. Press. • SCHNEIRLA, T. C., und J. S. ROSENBLATT (1961): Behavioral Organisation and Genesis of the social bond in Insects and Mammals. Am. J. Orthopsych. 31 223—253 • SCOTT, J. P. (1958 a): Animal behavior. Univ. Press, Chicago • Ders. (1958 b): Aggression. Univ. Press,

- Chicago • Ders. (1962): Critical periods in behavioral development. *Science* **138**, 949—958 • SEITZ, A. (1941): Die Paarbildung einiger Cichliden. II. *Z. Tierpsychol.* **5**, 74—101 • SCHNEIDER, K. M. (1942): Vom Südafrikanischen Zwergseebären. *Zool. Garten (NF)* **14**, 69—95 • SIEWERT, H. (1940): Rotwild und Damwild in der Brunft. *Wiss. Film C.* 351, Inst. f. d. Wiss. Film, Göttingen • SMITH, W., und S. ROSS (1953): The hoarding behavior of the mouse: I. The rôle of previous feeding experience. II. The rôle of deprivation, satiation, and stress. III. The storing of "nonrelevant" material. *J. Gen. Psychol.* **82**, 279—316 • STEINIGER, F. (1949): Biologische, insbesondere tierpsychologische Beobachtungen an Wanderratten. Höfchen-Briefe (Leverkusen) **2** H. 1 • Ders. (1950): Beiträge zur Soziologie und sonstigen Biologie der Wanderratte. *Z. Tierpsychol.* **7**, 356—379 • Ders. (1951): Revier und Aktionsraum bei der Wanderratte. *Z. Hyg. Zool.* **39**, 33—50 • STONE, C. P. (1922): The congenital sexual behavior of young male albino rats. *J. comp. Psychol.* **2**, 95—153 • Ders. (1926): The initial copulatory response of female rats reared in isolation from the age of 20 days to puberty. *J. comp. Psychol.* **6**, 73—83 • STORCH, O. (1949): Erbmotorik und Erwerbmotorik. *Anz. math. nat. Kl. Österr. Akad. Wiss. Wien H.* 1, 1—23 • STURMANN-HULBE, M., und C. P. STONE (1929): Maternal behavior in the Albino rat. *J. comp. Psychol.* **9**, 203—237 • THIELCKE-POLTZ, H., und G. THIELCKE (1960): Akustisches Lernen verschieden alter schallisolierter Amseln (*Turdus merula* L.) und die Entwicklung erlernter Motive ohne und mit künstlichem Einfluß von Testosteron. *Z. Tierpsychol.* **17**, 211—244 • THORPE, W. H. (1954): The process of song learning in the chaffinch as studied by means of the sound spectrograph. *Nature* **173**, 465 • TEMBROCK, G. (1955): Zur Ontogenese einiger Verhaltenssyndrome beim Rotfuchs. 1. Arbeitstag. üb. zentr. Regulation d. Funkt. d. Organismus, Leipzig • TINBERGEN, N. (1952): Instinktlehre. Verlag Paul Parey, Berlin • VALENSTEIN, E. S., W. RISS u. W. C. YOUNG (1955): Experiential and genetic factors in the organisation of sexual behavior in male guinea pigs. *J. comp. physiol. Psychol.* **48**, 397—403 • WALTHER, F. (1958): Zum Kampf und Paarungsverhalten einiger Antilopen. *Z. Tierpsychol.* **15**, 340—380 • Ders. (1960/61): Entwicklungszüge im Kampf und Paarungsverhalten der Horntiere. *Jahrbuch des Georg v. Opel Freigeheges für Tierforschung*, **3**, 90—115 • WICKLER, W. (1957): Vergleichende Verhaltensstudien an Grundfischen. I. Beiträge zur Biologie, besonders Ethologie von *Blennius fluviatilis* Asso im Vergleich zu einigen anderen Bodenfischen. *Z. Tierpsychol.* **14**, 393—428 • Ders. (1961): Ökologie und Stammesgeschichte von Verhaltensweisen. *Fortschr. d. Zool.* **13**, 303—365 • Ders. (i. Druck): Semantisierung und Ritualisierung • WIESNER, B. P., und N. M. SHEARD (1933): Sex behavior and hypophysectomized male rats. *Nature* **132**, 641 • WIESER, S. (1955): Die motorischen Schablonen des Oralsinnes. *Fortschr. Neurol. Psychiatr.* **23**, 94—184 • WINKELSTRÄTER, K. H. (1960): Das Betteln der Zoo-Tiere. *Schweiz. Z. Psychol. und Anwend. Beih.* **39**, Bern • WÜNSCHMANN, A. (1963): Quantitative Untersuchungen über das Neugierverhalten von Wirbeltieren. *Z. Tierpsychol.* **20**, 80—109 • WÜSTEHUBE, C. (1960): Beiträge zur Kenntnis besonders des Spiel- und Beuteverhaltens einheimischer Musteliden. *Z. Tierpsychol.* **17**, 579—613 • ZIPPELIUS, H. M., und W. SCHLEIDT (1956): Ultraschall-Laute bei Mäusen. *Naturwiss.* **43**, 502.